



Diversité des écosystèmes forestiers de Guyane française : distribution, déterminants et conséquences en termes de services écosystémiques

Stéphane Guitet

► To cite this version:

Stéphane Guitet. Diversité des écosystèmes forestiers de Guyane française : distribution, déterminants et conséquences en termes de services écosystémiques. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2015. Français. NNT : . tel-01233446

HAL Id: tel-01233446

<https://theses.hal.science/tel-01233446>

Submitted on 25 Nov 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'Université de Montpellier

**Préparée au sein de l'école doctorale SIBAGHE
Et de l'unité de recherche UMR AMAP**

Spécialité : Ecosystèmes et Sciences Agronomiques

Présentée par Stéphane GUITET

**Diversité des écosystèmes forestiers de
Guyane française : distribution,
déterminants et conséquences en termes de
services écosystémiques**

Soutenue le 25 Septembre 2015 devant le jury composé de

Jean-François DHOTE, DR, INRA (EFPA – Val de Loire)
Michel GRIMALDI, DR, IRD (iEES - Paris)
Hans TER STEEGE, Professeur, (NBC – Pays-Bas)
Pierre COUTERON, DR, IRD (AMAP - Montpellier)
Daniel SABATIER, CR1, IRD (AMAP - Montpellier)
Thibaut DECAENS, Professeur, UM (CEFE)

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Directeur
Co-Directeur
Président du Jury



*Ces travaux sont dédiés à ma tribu : Cécile, Maxime, Jérémie, Mathias ...
beaucoup délaissés ces derniers mois mais toujours autant aimés*

Remerciements

La première personne que je souhaite remercier ici, c'est Olivier Brunaux, collègue et ami, forestier passionné par la Guyane et fin botaniste, dont la contribution a été essentielle pour rassembler le jeu de données exceptionnel sur lequel j'ai pu appuyer ces travaux. Pour ton investissement, ta constance et les encouragements que tu m'as apportés au cours de ces dernières années soit mille fois remercié.

Si j'ai pu réaliser cette thèse c'est aussi grâce à l'attention de Pierre Couteron qui, en tant que Directeur d'Unité, m'a tout d'abord accueilli à l'UMR Amap, puis a accepté de jouer le rôle de Directeur de thèse, me faisant ainsi bénéficier de sa vision éclairée sur des sujets ardu. Les conseils que Daniel Sabatier, mon co-directeur, et Raphaël Péliissier m'ont prodigué tout au long de ces travaux et la disponibilité dont ils ont fait preuve m'ont été extrêmement précieux pour orienter mes réflexions et améliorer mes connaissances. Pierre, Daniel et Raphaël, merci de tout cœur.

L'aide de Vincent Freycon, de l'UR BESF au CIRAD, a aussi été décisive et m'a permis d'aborder un volet qui me tenait particulièrement à cœur : la pédologie. C'est Vincent qui m'a guidé sur le tortueux chemin du WRB !... Merci à toi Vincent.

Je suis aussi redevable à de nombreux collègues avec qui j'ai collaboré, sur le terrain en Guyane et dans les labos à Montpellier, pour mener à bien cette thèse :

- Mes compagnons de forêts : Cécile Richard-Hansen, Sophie Gonzalez, Jean-Pierre Simonet, Vincent Bezar, les nombreux prospecteurs de l'ONF notamment Atidong Nano qui nous a accompagné sur tous les terrains, ainsi que les personnels du Parc Amazonien notamment François Bagadi et bien d'autres...

- Les personnes qui m'ont conseillé, aidé, ou accompagné, un jour ou toujours : Gaëlle Viennois, Gaëlle Jaouen, Bruno Hérault, Jean-Jacques de Granville, Christopher Baraloto, Maël Dewynter, Pierre Joubert, Thomas Denis, Maxime Réjou-Méchain, Nicolas Barbier, François Munoz, Jean-François Molino, Grégoire Vincent, Lilian Blanc, Martial Bernoux, Quentin Molto, Valéry Gond – la liste n'est pas exhaustive...

L'AMAP n'a pas été seulement un laboratoire mais aussi une terre d'accueil. Merci à tous ceux qui m'ont aidé à supporter ce long séjour professionnel « hors sol » grâce à des poses méridiennes sympathiques. Merci aux coureurs Stéphanie, François, Christophe et le regretté Mickaël. Merci aux Paléos qui m'ont adopté : Jean, Brigitte, Anne-Laure. Aux efficaces « supportrices » : Noémie, Valérie, Yannick, Marie-Hélène, Nathalie. Merci à Jérôme, Gilles, Vincent, Cécile, Jean-Luc, Julien et tous les autres sympathiques affamés.

Enfin, merci à mon employeur l'Office National des Forêts et aux directeurs qui m'ont encouragé à me lancer dans cette odyssée principalement Jean-François Dhôte (ONF), Eric Marcon (ECOFOG), Daniel Auclair (INRA).

Résumé

Le massif forestier guyanais présente à la fois une grande originalité en termes de biodiversité, un bon état de conservation, une forte contribution au stock de carbone amazonien et une dynamique socio-économique très rapide. Les connaissances sur la diversité des écosystèmes forestiers de Guyane française restent cependant insuffisantes pour asseoir une gestion optimale des différents services écosystémiques à l'échelle du territoire. Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse, visent prioritairement à étudier la diversité des écosystèmes forestiers de Guyane, les facteurs déterminant leur variabilité et les conséquences de cette variabilité en termes de services écosystémiques et de gestion.

La première partie de la thèse met en évidence les différentes échelles de structuration spatiale de la diversité forestière et les patrons de composition qui en résultent à l'échelle régionale. Elle s'appuie sur une récente campagne d'inventaires forestiers (2006-2013) couvrant l'ensemble du département et rassemblant 3 132 placettes de 0.2ha implantées selon un plan d'échantillonnage emboîté et pluristratifié. Les résultats obtenus vérifient l'hypothèse d'une forte influence de la géomorphologie, à l'échelle des paysages, sur la bêta-diversité des forêts guyanaises en termes d'espèces dominantes (métrique de Simpson). Cette première étape a nécessité plusieurs développements méthodologiques préalables notamment l'évaluation de l'incertitude taxonomique des inventaires forestiers et sa propagation dans les analyses de diversité, ainsi que l'élaboration de modèles cartographiques permettant de caractériser précisément l'environnement géomorphologique à diverses échelles d'études.

La deuxième partie de la thèse vise à expliquer l'influence exercée par les paysages géomorphologiques sur la végétation forestière à travers l'étude des relations entre géomorphologie et sols. Elle s'appuie sur l'analyse de plus de 400 sondages pédologiques couplés à la campagne d'inventaires forestiers. Les résultats obtenus démontrent une forte dépendance de la nature et des propriétés des sols vis-à-vis des paysages géomorphologiques et du dénivelé régional. Ils suggèrent l'existence d'un effet de filtre édaphique sous-jacent au déterminisme géomorphologique sur la diversité forestière. Une part importante de l'influence géomorphologique reste cependant indépendante du filtre édaphique et est interprétée comme un effet conjugué de deux autres mécanismes sur deux échelles de temps distinctes : le contrôle du turn-over forestier par la dynamique géomorphologique au cours du quaternaire récent et l'intégration des effets biogéographiques sous l'influence des changements globaux plus anciens.

La troisième partie de la thèse s'intéresse aux conséquences de la diversité biotique et abiotique décrite sur la variabilité des services écosystémiques rendus par la

forêt, notamment en termes de stockage du carbone dans la biomasse et dans les sols. La quantité de carbone stockée, très variable à l'échelle locale, se révèle significativement influencée par la diversité écosystémique à l'échelle régionale. Ce service de régulation est mis en relation avec la richesse spécifique locale (service de support) et la quantité de bois exploitable (service d'approvisionnement). Des relations complexes de corrélation et de compromis sont mises en évidence entre ces différents services. Elles illustrent la variabilité des réponses des services écosystémiques à la diversité des écosystèmes forestières.

La mise en perspective de ces différents volets permet de proposer une typologie précise des habitats forestiers de Guyane et de fournir des pistes de prise en compte de cette diversité écosystémique pour l'aménagement du territoire et la gestion forestière.

Mots-clefs : Ecologie des communautés, Forêt tropicale humide, Guyane française, Gestion forestière, Habitats naturels

Abstract:

Diversity of ecosystems in French Guiana rainforest: spatial distribution, drivers and implications for ecosystems services and forest management

French Guiana forest presents a high originality in terms of biodiversity, a good state of preservation, a strong contribution to the overall Amazonian carbon stocks and a very fast socio-economic dynamic. However, our knowledge about forest ecosystems diversity remains insufficient to ensure an optimal management of the various ecosystems and of the services they may provide across the territory. This thesis aims to answer this central issue by studying the diversity of forest ecosystems at the scale of the entire forested area of French Guiana. Specifically we targeted highlighting the factors that determine ecosystems variability and evaluating the consequences of this variability in terms of ecosystem services and management.

Firstly, we bring out complex patterns of diversity at different scales including strong floristic variation at the regional scale, using a recent forest inventories campaign (2006-2013) that has been conducted according to a stratified sampling design which includes 3,132 0.2ha-plots covering the whole territory. Our results verify the hypothesis of a strong control of forest beta and alpha diversity by geomorphology, especially at the landscape scale and for dominant species (Simpson metric). This first step required several preliminary methodological developments including an assessment of the taxonomic uncertainty in forest inventories, and spatial models to accurately characterize the geomorphological context at various scales.

Secondly, we aimed at interpreting the influence of geomorphological landscapes on the composition of forest vegetation by exploring the relationship between geomorphology and soils. Using more than 400 soil sampling locations coupled with the forest inventory plots, we demonstrated that nature and properties of soils are dependent on geomorphological landscapes and locally distributed along regional elevation gradients. A significant soil filtering effect was found underlying the geomorphological influence on forest composition and diversity. However, a major part of this influence proved to be independent of soil filtering and is interpreted as a combination of two mechanisms at two different time-scales: (i) the control of forest turn-over by the geomorphological dynamics during the Late Quaternary and (ii) the integration of biogeographic effects under the influence of tectonic evolution and ancient climate changes.

Last of all, we addressed the consequences of these biotic and abiotic variations, which combine into habitats diversity, on forest management and on the variability

of ecosystem services provided by forests, particularly for carbon storage in biomass and soils. The amount of carbon stored is highly variable at local scale but proves to be significantly influenced by habitats diversity at the landscape level. This regulation service is related with the local species richness (pertaining to the category of support services) and the amount of usable wood (pertaining to the category of supply services). Complex relationships, including correlations and compromises, are evidenced between these different services. This illustrates the variability of the responses of ecosystem services to the habitats diversity.

Finally our work allowed us to provide a new typology of natural habitats present in French Guiana forest and to propose suggestions in order to improve land uses and multifunctional forest management in French Guiana.

Key-words : Community ecology, tropical rainforest, French Guiana, Forest management, Natural habitat

Table des matières

I	Introduction générale	11
I.1	La gestion des forêts tropicales humides, cadre thématique de la thèse	11
I.1.a	Les forêts tropicales humides au cœur des grands enjeux sociétaux	11
I.1.b	La gestion durable multifonctionnelle	13
I.1.c	La caractérisation des écosystèmes	15
I.2	La Guyane française et son cadre régional	17
I.2.a	Le Bouclier guyanais sous-région amazonienne	17
I.2.b	La diversité forestière de la sous-région guyanaise.....	18
I.2.c	Contexte socio-économique en Guyane française.....	20
I.3	Cadre scientifique et structure de la thèse	22
I.3.a	Objectifs et questions de recherche.....	22
I.3.b	Cadre méthodologique	23
I.3.c	Structure du document.....	28
II	Diversité et distribution	30
II.1	Introduction au chapitre.....	30
II.1.a	Etat des connaissances sur la diversité forestière guyanaise	30
II.1.b	La géomorphologie indicatrice de la diversité forestière ?	35
II.1.c	Travaux préalables à une étude régionale de la diversité	36
II.2	Mesure de la diversité régionale à partir d’inventaires forestiers.....	39
II.3	Etude des patrons de bêta-diversité dans un cadre multi-échelle.....	40
II.4	Synthèse du chapitre.....	41
III	Déterminants et mécanismes	44
III.1	Introduction au chapitre.....	44
III.1.a	Hypothèses relatives à l’influence de la géomorphologie sur la diversité :	45
III.1.b	Faire la part des effets de niche.....	48
III.2	Test des effets de niche liés au filtre édaphique.....	50

III.3	Modéliser la distribution des sols par la géomorphologie	51
III.4	Synthèse du chapitre.....	52
III.4.a	Un effet niche limité par des gradients environnementaux courts.....	52
III.4.b	Une lecture dynamique des paysages géomorphologiques	54
IV	Diversité et Services écosystémiques	59
IV.1	Introduction au chapitre.....	59
IV.1.a	Définition des services écosystémiques	59
IV.1.b	Régulation du cycle du carbone et approvisionnement en bois	60
IV.2	Modèle de distribution spatiale de la biomasse forestière à l'échelle régionale.....	62
IV.3	Variabilité régionale des SE et relations entre services	63
IV.3.a	Matériels & méthodes	63
IV.3.b	Résultats.....	66
IV.4	Synthèse du chapitre.....	72
V	Conclusion générale.....	73
V.1	Une nouvelle classification des habitats forestiers de Guyane.....	73
V.2	Implications en termes de gestion forestière.....	76
V.2.a	Une stratégie d'acquisition des connaissances affinée :	76
V.2.b	Une stratégie de conservation axée vers la représentativité:	77
V.2.c	Une aide à l'aménagement du Domaine Forestier Permanent (DFP) : ..	78
V.3	Limites et perspectives de ces travaux	79
V.4	Le mot de la fin	80
VI	Références bibliographiques.....	81
VII	Annexes (Articles)	95

Table des Figures

FIGURE 1 : CONTRIBUTION RELATIVE DES FTH AUX PRINCIPAUX ENJEUX SOCIETAUX ET ENVIRONNEMENTAUX.....	12
FIGURE 2 : REPRESENTATION DES INTERACTIONS ENTRE LES ECHELLES ECOLOGIQUES ET INSTITUTIONNELLES POUR DIFFERENTS SERVICES ECOSYSTEMIQUES.....	14
FIGURE 3 (TIREE DE [60]) : CARTOGRAPHIE DES PRINCIPALES REGIONS FORESTIERES DU BOUCHIER DES GUYANES D'APRES TER STEEGE & ZONDERVAN	19
FIGURE 4 (TIREE DE [62]) : CARTOGRAPHIE DES TYPES DE PAYSAGES FORESTIERS DE GOND REALISEE PAR TELEDETECTION.....	19
FIGURE 5 : CARTOGRAPHIE DES ZONES FORESTIERES REGLEMENTAIRES EN VIGUEUR EN GUYANE..	21
FIGURE 6 : SCHEMA D'ARTICULATION DE LA THESE.	29
FIGURE 7 : CARTOGRAPHIE DES SITES D'ETUDES DE LA DIVERSITE FORESTIERE MIS EN PLACE EN GUYANE DEPUIS LES ANNEES 1970	31
FIGURE 8 : CARTE DES PAYSAGES GEOMORPHOLOGIQUES TIREE DE [126] ISSUE D'UNE ANALYSE DU MODELE D'ELEVATION DU SRTM-30M	37
FIGURE 9 : DISPOSITIF D'ECHANTILLONNAGE DE L'INVENTAIRE HABITATS EXPLOITE DANS LE CADRE DE LA THESE.	38
FIGURE 10 : FORTE STRUCTURATION DE LA DIVERSITE A LARGE ECHELLE ET ABSENCE D'ORGANISATION NETTE AUX ECHELLES INFERIEURES DEMONTREES PAR SCALOGRAMMES SELON LES METHODES PROPOSEES PAR [68].	42
FIGURE 11 : MODELE DE DISTRIBUTION D'ABONDANCE POUR DEUX ESPECES D'ARBRES GUYANAIS UTILISANT UNE FONCTION LOESS DU SECOND DEGRE SELON LA METHODE PROPOSEE PAR [42] BASEE SUR LES POSITIONS GEOGRAPHIQUES A RESOLUTION DE 0,125° (ENVIRON 14KM).....	43
FIGURE 12 (TIREE DE [130]): REPRESENTATION DES QUATRE GRANDS PROCESSUS IMPLIQUES DANS LES MECANISMES DE DIVERSIFICATION DES ECOSYSTEMES COMPLEXES.....	44
FIGURE 13 (TIREE DE [144]): SCHEMA REPRESENTATIF DES DIVERGENCES DE DYNAMIQUE ENTRE LES ECOSYSTEMES AMORTIS (DAMPENING SYSTEM) ET ECOSYSTEMES AGRESSIFS (RAMPING SYSTEM) ET LEUR PRINCIPALES CARACTERISTIQUES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES	46
FIGURE 14 : SCHEMA DES RELATIONS SUPPOSEES ENTRE PAYSAGES GEOMORPHOLOGIQUES ET DIVERSITE FORESTIERE DANS LE CONTEXTE GUYANAIS.....	49
FIGURE 15 : ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES DES FACTEURS PEDOLOGIQUES ET CLIMATIQUES.....	52

FIGURE 16 : PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE DE LA TABLE D'ABONDANCE DES ESPECES, TRANSFORMEE EN METRIQUE SIMPSON, EN FONCTION DES TYPES DE PAYSAGE, DE LA QUALITE DES SOLS ET DU CLIMAT.....	53
FIGURE 17 : REPRESENTATION SIMPLIFIEE DU MODELE DE DISTRIBUTION DES TYPES DE SOLS WRB	54
FIGURE 18 : POSITIONNEMENT DES FOSSES PEDOLOGIQUES OUVERTES SUR LE SITE DE LA WAKI LE LONG D'UNE TOPO SEQUENCE.	56
FIGURE 19 : EVOLUTION DU RAPPORT ISOTOPIQUE DU C ₁₃ SUR LE PROFIL F1 DE LA WAKI ET COMPARAISON AVEC UN PROFIL DE PARACOU (TYPIQUE D'UN COUVERT FORESTIER PERMANENT)..	57
FIGURE 20 : COMPARAISON DES VALEURS DE FISHER-ALPHA ESTIMEES A L'ECHELLE DES SITES A PARTIR DES INVENTAIRES FORESTIERS.....	58
FIGURE 21 : PROJECTION DES COORDONNEES DES LAYONS SUR LES 2 PREMIERS AXES DE L'ANALYSE EN COMPOSANTE PRINCIPALE DES 10 INDICATEURS DE SE.....	67
FIGURE 22 : RELATION ENTRE STOCKS DE CARBONE ET DIVERSITE ALPHA DE FISHER PAR SITES ET FONCTIONS DE REGRESSION ASSOCIEES.....	69
FIGURE 23 : STOCK DE CARBONE (BIOMASSE AERIENNE ET SOL) EN FONCTION DE LA DENSITE DES TIGES EXPLOITABLES D'ESSENCES COMMERCIALES PAR LAYONS ET FONCTION DE REGRESSION ASSOCIEE EN LOG-LOG.....	69
FIGURE 24 : RELATION ENTRE DIVERSITE LOCALE ET DENSITE DES ESSENCES COMMERCIALES PRINCIPALES (DBH \geq 20cm) PAR LAYONS ET FONCTION DE REGRESSION ASSOCIEE	71
FIGURE 25 : RELATION ENTRE L'INDICE DE DIVERSITE ALPHA BASE SUR L'ENTROPIE D'ORDRE 2 (SIMPSON) ET LA DENSITE EN TIGES EXPLOITABLES D'ESSENCES COMMERCIALES MAJEURES (DBH \geq 55cm) PAR SITES.	71
FIGURE 26 : EFFORT DE PROTECTION PAR TYPE DE PAYSAGE.....	77

Chapitre Introductif

I Introduction générale

I.1 La gestion des forêts tropicales humides, cadre thématique de la thèse

I.1.a Les forêts tropicales humides au cœur des grands enjeux sociétaux : alimentation, biodiversité, climat, développement

De par leur vaste étendue, la diversité biologique qu'elles renferment, la concentration de biomasse qu'elles représentent et la place qu'elles occupent dans les cycles biogéochimiques globaux, les forêts tropicales humides (FTH) sont au cœur d'importants enjeux écologiques qui conditionnent le devenir de notre planète et l'avenir de nos sociétés (Figure 1).

Le premier enjeu concernant les FTH est celui de l'alimentation des 9 milliards d'êtres humains qui peupleront demain la planète [1,2]. Cet impératif se traduit aujourd'hui par la conversion depuis une vingtaine d'année de plus de 6 millions d'hectares de FTH par an, soit en plantations de palmiers à huile (près de 8 millions d'hectares aujourd'hui en Indonésie et Malaisie [3]), en pâturages ou en cultures de soja (plus de 56 millions d'hectares en Amazonie [4]). Cette déforestation rapide évaluée à -0.39% par an [5] répondant à l'approvisionnement du marché agro-alimentaire mondial constitue une véritable menace pour la biodiversité abritée par ces écosystèmes qui représenterait 50 à 60% de toutes les espèces vivantes actuelles [6].

Bien que seulement 3 des 25 hot-spots de biodiversité [7] concernent les grands bassins forestiers tropicaux, ceux-ci regroupent plus de 40% des espèces végétales menacées [8], 29 des 200 écorégions de conservation prioritaires reconnues pour leur valeur représentative ou leur taux d'endémisme [9] et 3 des 5 grandes régions sauvages à forte biodiversité [10].

La pression qui s'exerce sur les FTH ne menace pas seulement la richesse du patrimoine naturel mondial mais plus largement les conditions de son existence. La destruction des FTH est en effet la source de profondes modifications climatiques régionales par l'augmentation des températures et la réduction des précipitations locales [4]. Mais elle participe également aux dérèglements des grands cycles biogéochimiques qui conditionnent les changements climatiques en cours, en étant

INTRODUCTION

responsable de 15 à 20% de l'émission mondiale des gaz à effets de serre et en premier lieu du relargage net annuel d'environ 1 milliard de tonnes de carbone jusque-là immobilisé dans la biomasse forestière [11]. Ce faisant, la déforestation contribue aussi à réduire l'important effet puits de carbone produit par l'activité photosynthétique de ce capital forestier (grossièrement estimée à 1.2 GtC.an⁻¹ [12,13]) ce qui amplifie l'accumulation du CO₂ dans l'atmosphère.

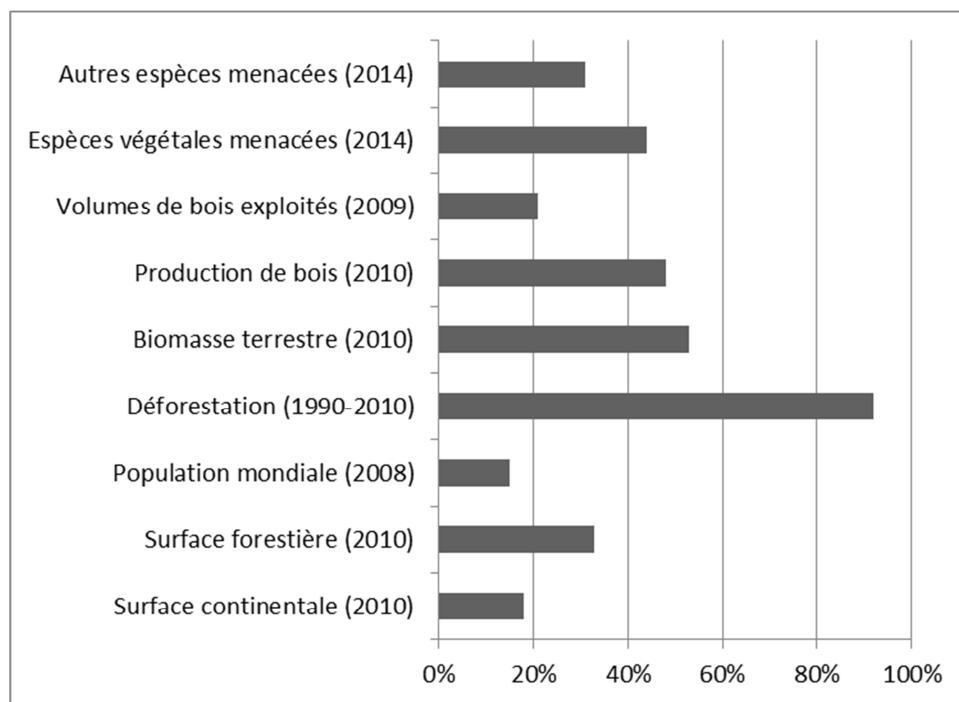


FIGURE 1: CONTRIBUTION RELATIVE DES FTH AUX PRINCIPAUX ENIEUX SOCIETAUX ET ENVIRONNEMENTAUX

Les chiffres sont tirés des statistiques nationales des 30 pays appartenant aux trois grands bassins forestiers tropicaux définis par la FAO [5] couverts par la FTH pour les deux tiers de leur surface. Les chiffres concernant les espèces menacées ont été calculés à partir des RedList de l'IUCN [8]

Parallèlement, les bassins forestiers tropicaux, longtemps peu peuplés, suivent une dynamique démographique rapide (+1.4% par an) et abritent aujourd'hui une population forte de plus d'un milliard d'êtres humains [5]. De fait, l'exploitation des ressources forestières (provenant du bois, des sols, ou du sous-sol) ne cesse de s'accélérer.

Concilier le développement économique, et notamment l'activité agricole vitale pour les populations locales, et la préservation de l'intégrité de ces écosystèmes, essentielle à l'échelle planétaire, est par conséquent un des principaux défis qui s'imposent aujourd'hui aux instances politiques, citoyennes et scientifiques en charge d'orienter les décisions relatives à l'aménagement de ces territoires.

I.1.b La gestion durable multifonctionnelle : une réponse à la multiplicité des enjeux ?

Comment concilier ces enjeux apparemment antagonistes dans des écosystèmes aussi complexes que les forêts tropicales humides ? Les solutions proposées pour relever ce défi font appel à deux notions fondamentales qui ont émergées il y a une vingtaine d'année de cela : la notion de « gestion et développement durable » (GD) et celles de « services écosystémiques » (SE).

Le concept de GD, mis en avant en 1992 lors de la désormais célèbre conférence de la CNUED (Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement) à Rio, définit comme objectif la valorisation des écosystèmes de manière à maintenir leur fonctionnement biologique (productivité, vitalité, capacité de régénération, diversité) et leur capacité à fournir les mêmes niveaux de biens et services aux générations à venir [14]. La notion de SE, qui émerge à la même période [15] mais ne sera massivement développée que 10 ans plus tard [16], vient préciser et renforcer la notion de durabilité en pointant le rôle essentiel des fonctions de supports des écosystèmes (biodiversité, sols, production primaire...) dans la fourniture des biens et services attendus par la société. Le concept de gestion durable et multifonctionnelle (c'est-à-dire garantissant l'équilibre entre les différents SE) qui s'en dégage est loin d'être nouveau dans le monde forestier tempéré où les notions de planification et de long terme sont déjà répandues depuis plusieurs siècles, notamment en Europe [17]. La nouveauté réside dans sa généralisation à la forêt tropicale et dans l'élargissement de cette notion de durabilité à une sphère beaucoup plus large que la seule gestion forestière : celle du développement dans son ensemble et de l'aménagement du territoire.

Cependant la transposition de ce concept aux FTH se heurte à une double difficulté : celle relative à la complexité de ces écosystèmes hyper-diversifiés et celle relative à la multiplication des échelles concernées. Si la régulation des grands cycles biogéochimiques nécessite en effet une approche globale aussi bien pour la compréhension des mécanismes que pour les prises de décisions internationales, les stratégies de conservation de la biodiversité doivent quant à elles plutôt être étudiées et optimisées à l'échelle d'écorégions [9]. Mais pour la plupart des SE (comme la gestion des eaux de surface, la maîtrise de l'érosion, l'approvisionnement en ressources) c'est aux échelles intermédiaires (paysage, écosystème, parcelle – Figure 2) qu'opèrent les mécanismes [18]. **L'acquisition de connaissances sur les fonctionnements écosystémiques aux échelles intermédiaires est donc essentielle.** Elle est d'autant plus nécessaire que les **mécanismes écologiques et économiques régissant ces systèmes complexes sont très dépendants des effets d'échelles** [19], qu'ils peuvent fortement interagir entre eux aux différentes échelles [20] et ne fonctionnent pas nécessairement de façon homogène dans

INTRODUCTION

l'espace et dans le temps [21]. L'hyper-diversité locale des FTH, qui peuvent abriter plus de 300 espèces d'arbres par hectare dans les cas les plus extrêmes, se traduit aussi par une diversité fonctionnelle très importante, mal connue dont les conséquences en termes de SE ne sont pas clairement évaluées [22]. Décrire la variabilité spatiale des écosystèmes et de leur fonctionnement aux échelles intermédiaires, en comprendre les déterminants et partager ces informations avec les acteurs sont donc autant d'étapes à franchir si l'on souhaite réussir la gestion durable des FTH sans en rester aux invocations ou aux principes généraux [18].

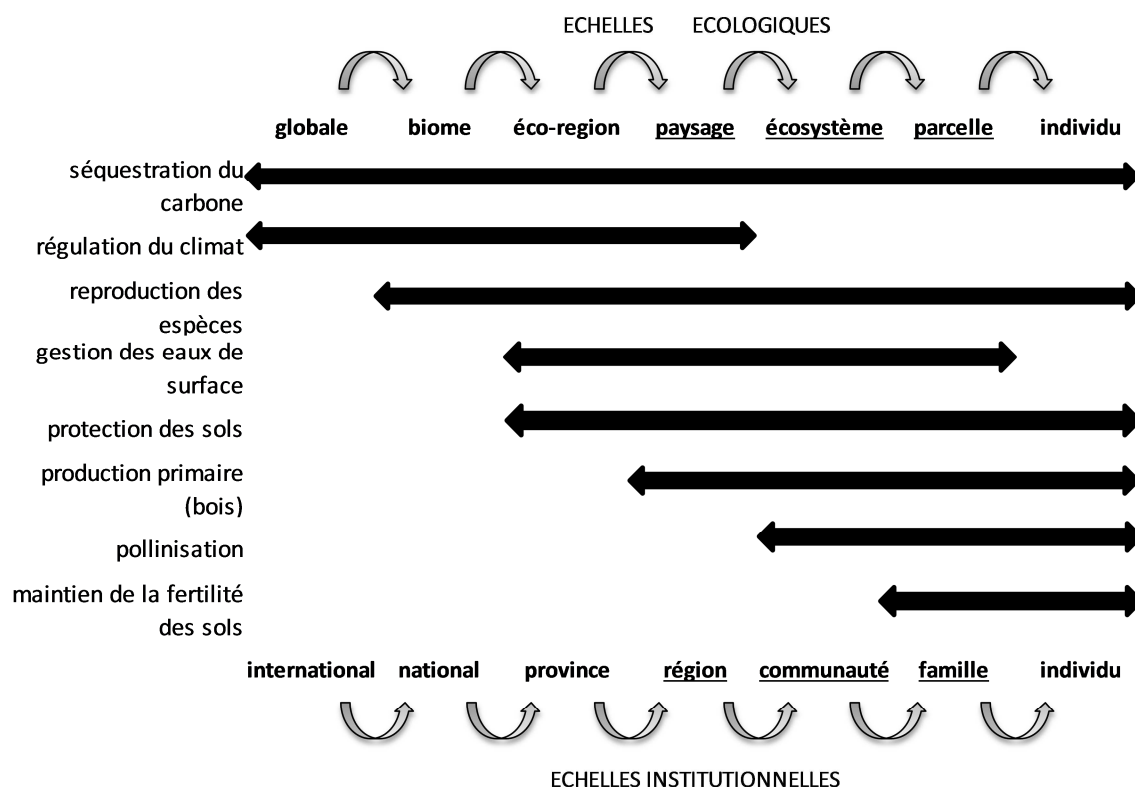


FIGURE 2 : REPRÉSENTATION DES INTERACTIONS ENTRE LES ÉCHELLES ECOLOGIQUES ET INSTITUTIONNELLES POUR DIFFÉRENTS SERVICES ÉCOSYSTÉMIQUES

Inspiré des figures 1 et 2 de [23]. Les échelles opérationnelles (i.e. celles auxquelles s'opèrent la majorité des fonctions et s'effectuent la majorité des actions) sont surlignées.

I.1.c La caractérisation des écosystèmes : une démarche essentielle pour réussir la gestion durable des FTH

D'importants investissements ont été engagés ces dernières années pour mieux comprendre les processus écologiques en œuvre dans les FTH et leur conséquences en termes de SE à l'échelle globale. L'établissement et l'instrumentation de plusieurs centaines de placettes permanentes de 1 à 50 ha réparties sur toute la ceinture tropicale ont permis de mieux comprendre le fonctionnement des FTH à l'échelle locale. La mise en réseaux de ces placettes (CTFS [24], RAINFOR [25], ATDN [26]) apporte une vision de plus en plus claire sur les tendances globales des FTH à des échelles continentales et leur rôle dans les grands cycles biogéochimiques. Cependant au-delà des processus écologiques élémentaires, la diversité des structures forestières et des compositions des communautés biotiques jouent aussi un grand rôle dans le fonctionnement des écosystèmes et la variabilité spatiale des SE [18]. De fait, quelques sites de référence faisant l'objet d'un suivi fin ne peuvent suffire. Les connaissances scientifiques concernant l'hétérogénéité et le fonctionnement des FTH aux échelles opérationnelles intermédiaires font encore aujourd'hui défaut. C'est pourtant aux niveaux des écorégions, des paysages et des écosystèmes que les principales décisions d'aménagement du territoire qui orientent les stratégies de gestion se prennent et c'est au niveau des paysages, des écosystèmes et des parcelles que les actions de gestion opèrent le plus généralement [27].

Deux facteurs peuvent expliquer les difficultés à acquérir les connaissances scientifiques à ces échelles stratégiques pour la réussite de la mise en œuvre de la gestion durable des FTH : premièrement le coût et la difficulté d'accès au terrain qui limite fortement la collecte des données à ces échelles ; deuxièmement la difficulté à définir les échelles d'étude les plus pertinentes dans cet écosystème complexe où la structuration spatiale et l'interdépendance entre les échelles est particulièrement difficile à appréhender [20].

Le concept d'habitat naturel qui est une des pierres angulaires de la mise en œuvre de la gestion durable des écosystèmes en milieu tempéré peut permettre quant à lui de dépasser la complexité inhérente aux effets d'échelles et de mieux appréhender la variabilité spatiale des FTH, de leur fonctionnement et des conséquences sur les SE [18]. Définit comme « *une portion de l'espace au sein de laquelle les conditions de milieu et les ressources satisfont aux besoins de plusieurs espèces* » [28], le concept d'habitat naturel s'adapte à l'ensemble des échelles du biome (macro-habitats) à la parcelle (micro-habitats) [29]. Il est centré prioritairement sur l'étude des relations entre les différentes composantes de l'écosystème (assemblage des espèces au sein des communautés, influence de l'environnement sur les populations,...) et définit ainsi un cadre d'étude adaptable aux différentes fonctions étudiées. Intégrant les

INTRODUCTION

conditions environnementales mais aussi la structure et la composition des communautés qui s'y reproduisent et s'y maintiennent [30], il permet de caractériser les principaux SE de support dépendant de la biodiversité ou du contexte abiotique [31]. Il permet de développer des indicateurs synthétiques sur l'intégrité des SE aux différentes échelles opérationnelles à travers la définition d'espèce-parapluies, d'habitats clefs, etc... [32].

Pour surseoir aux limitations de moyens et collecter une masse de données suffisante à une telle approche écosystémique, de nouvelles démarches scientifiques sont aujourd'hui engagées. De plus en plus, la communauté scientifique mobilise de nouveaux acteurs de la recherche tels les para-taxonomistes (e.g. [33]) ou les communautés rurales locales détentrices de savoirs traditionnels (e.g. [34,35]). Elle utilise des sources de données alternatives telles les inventaires forestiers (e.g. [36]) ou des méthodes dites de « Rapid Assessment » (e.g. [37]). Ce changement de paradigme ouvre de nouvelles possibilités mais nécessite aussi une adaptation des outils d'analyse à ces nouveaux types de données.

Le développement de la télédétection en général et de son volet satellitaire en particulier, offre aussi de nouvelles facilités pour appréhender la dimension spatiale de la diversité des écosystèmes [38]. En offrant une nouvelle perception de l'environnement sur de larges emprises (i.e. > centaines de km²), elle fournit les moyens d'aborder objectivement les effets d'échelles et la notion d'interaction entre ces échelles.

La caractérisation multi-échelle des habitats naturels s'appuyant sur ces méthodes d'inventaires rapides est à même de fournir des éléments essentiels à la compréhension du fonctionnement des FTH aux échelles intermédiaires. Leur cartographie à travers des modèles prédictifs ou des approches basées sur la télédétection peut apporter une meilleure appréhension de la variation des SE aux échelles opérationnelles. Au-delà de son intérêt pour la gestion des SE, cette approche descriptive des assemblages au sein des communautés et des relations avec les facteurs environnementaux peut permettre d'apporter des éléments de compréhension sur l'écologie forestière et l'importance relative des mécanismes à l'origine de la répartition des espèces. C'est le travail que j'ai mené au cours de cette thèse, à l'échelle de la Guyane française, en m'appuyant sur les données de deux récents projets de recherche essentiellement focalisés sur les arbres forestiers, les plantes des sous-bois, les sols et la grande faune (projet ECOTROP « Paysages et Biodiversité » [39], projet PO-FEDER « Habitats » [40]).

I.2 La Guyane française et son cadre régional

I.2.a Le Bouclier guyanais sous-région amazonienne

Situé sur la côte Nord-Est de l'Amérique du Sud, le Bouclier guyanais constitue un vaste ensemble de 2.3 millions de km², assis sur un craton Précambrien de plus de 1.7 milliard d'années. Il couvre la totalité du Guyana, du Suriname, de la Guyane française ainsi qu'une partie du Venezuela, du Brésil (Etats d'Amapa et du Para) et de la Colombie [41]. La forêt tropicale humide recouvre près de 70% de sa surface et constitue, avec le reste du massif Amazonien auquel il est contigu, le plus grand massif forestier tropical naturel au monde avec encore aujourd'hui plus de 6 millions de km² non artificialisé [5]. Malgré sa position périphérique et sa moindre contribution en termes de surface, le massif des Guyanes présente un très grand intérêt dans ce vaste ensemble du fait de nombreuses particularités en termes de composition floristique et faunistique, de structure forestière et de fonctionnement écosystémique.

TABLEAU 1: LE CONTEXTE FORESTIER GUYANAIS ET AMAZONIEN EN QUELQUES-CHIFFRES

Caractéristiques des forêts	Amazonie	Plateau des Guyanes	Guyane française	Sources
Surface de forêt tropicale humide (en km ²)	6 millions	1,6 million	80 000	[5]
Nombre estimé d'espèces d'arbres (DBH>10cm)	15 970	4 581	>1800	[42] + [43]
Diversité locale (α -Fisher sur 1ha et DBH>10cm) #	68	33	84	[44]
Biomasse épigée (en t.ha ⁻¹ avec DBH>10cm) \$	287	387	(393)	[45]

valeurs moyennes calculées à partir du tableau de l'annexe 1 de [44] - \$ valeurs moyennes calculées à partir des informations supplémentaires de [45] avec seulement 3 localités pour la Guyane française (valeur entre parenthèses)

Avec un nombre d'espèces d'arbres estimé à près de 4 600 [42], une alpha-diversité modeste par rapport à d'autres régions amazoniennes [44], la région n'est pas considérée comme un hot-spot [7] ni une aire de conservation prioritaire pour sa flore [46,47] malgré un endémisme assez marqué [48]. Cependant elle recèle une grande richesse faunistique, notamment en mammifères [49]. Elle fait partie des 200 écorégions d'intérêt représentative de la biodiversité mondiale [9] du fait de sa composition spécifique très originale à l'échelle amazonienne avec une dominance de Fabaceae, de Lecythidaceae et de nombreuses espèces de fin de succession à bois très denses et graines lourdes [50] indicatrices d'un degré de maturité sylvigénétique avancé. La stature des forêts guyanaises est elle aussi remarquable avec une hauteur de canopée dépassant fréquemment les 45m, bien supérieure à

celle des autres forêts amazoniennes [51], et une très forte concentration de biomasse sur pied estimée à plus de 380 t.ha⁻¹ en moyenne [45]. De fait, le Plateau des Guyanes abrite une grande partie des espèces les plus contributrices au stock de carbone amazonien [52], notamment plusieurs espèces hyper-dominantes dont l'aire de répartition est concentrée sur cette région et sont fréquemment exploitées pour leur bois telles *Eperua falcata*, *Dicorynia guianensis*, *Qualea rosea*, *Chlorocardium rodiei* ou *Vouacapoua americana* [42,53].

I.2.b La diversité forestière de la sous-région guyanaise

Au-delà de ces traits généraux tirés des principales méta-analyses réalisées à l'échelle globale ou amazonienne, la variabilité intrinsèque des forêts guyanaises reste largement méconnue. La flore des Guyanes, est certes l'une des mieux documentées de la région [54] grâce à l'intensification constante des campagnes de prospection depuis plus de deux siècles et grâce à un effort d'identification très élevé [55,56] cependant la distribution des espèces et la variabilité de leur assemblage en communauté est encore peu documentée à l'exception notable du Guyana (GY) qui a été remarquablement bien couvert par des inventaires forestiers dans les années 1960-1970 et intensément étudié d'un point de vue scientifique [57-59]. Les forêts de la moitié sud de la région couvrant l'Amapa (AM) et les $\frac{3}{4}$ de la Guyane française (GF) et du Suriname (SR), sont cependant moins documentées et restent aujourd'hui décrites sous le terme générique de forêt de la « Pénéplaine du Sud » [60] ou « forêt des terres hautes » [61]. Ce secteur forestier apparemment homogène (Figure 3) présenterait cependant une très forte diversité spécifique comparé aux forêts de la plaine côtière et aux forêts sur sable blancs qui, à l'inverse, présentent une faible diversité locale mais des formations contrastées liées à des phénomènes d'endémisme, de dominance locale (concernant plusieurs espèces de *Caesalpinoideae*) et de forts filtres édaphiques [60].

L'observation des canopées forestières par télédétection met aussi en évidence une certaine hétérogénéité de la structure forestière au sein de la région [62] avec des forêts plus hautes et plus régulières sur le nord de la Guyane française, l'Amapa et les plateaux centraux du Guyana, contre des forêts aux canopées plus ouvertes et irrégulières sur le Suriname, le Sud de la Guyane française et l'est du Guyana (Figure 4).

INTRODUCTION

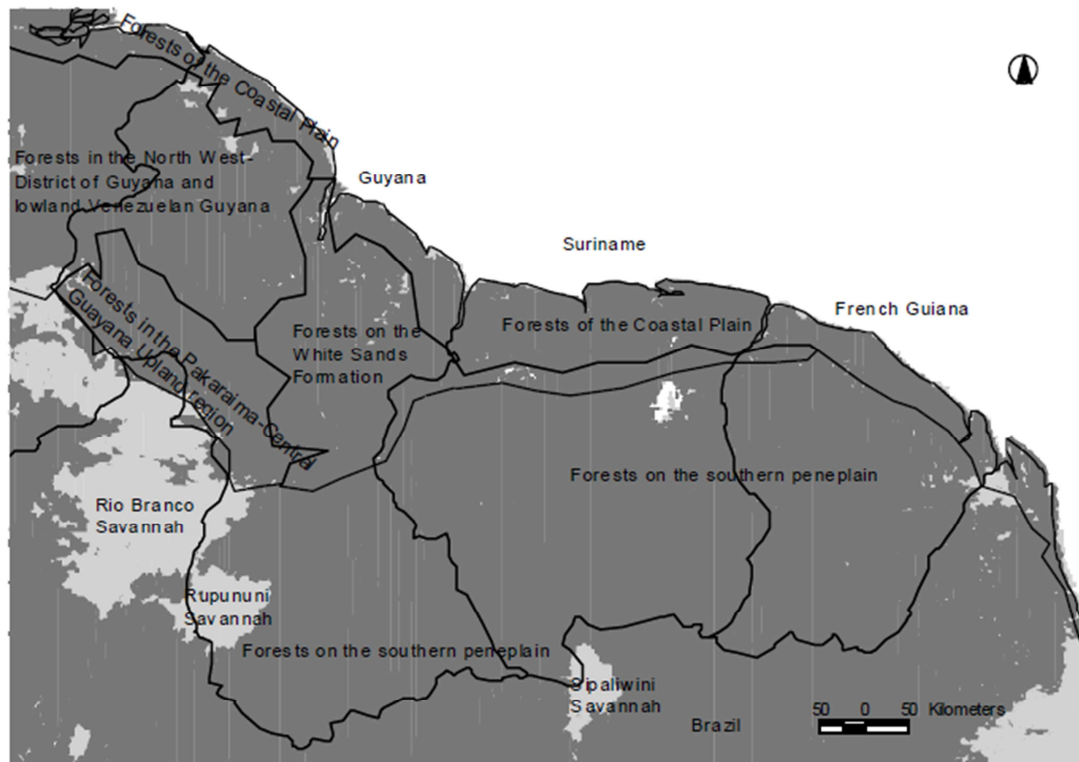


FIGURE 3 : CARTOGRAPHIE DES PRINCIPALES REGIONS FORESTIERES DU BOUCLIER DES GUYANES PROPOSEES PAR TER STEEGE & ZONDERVAN TIREE DE [60]

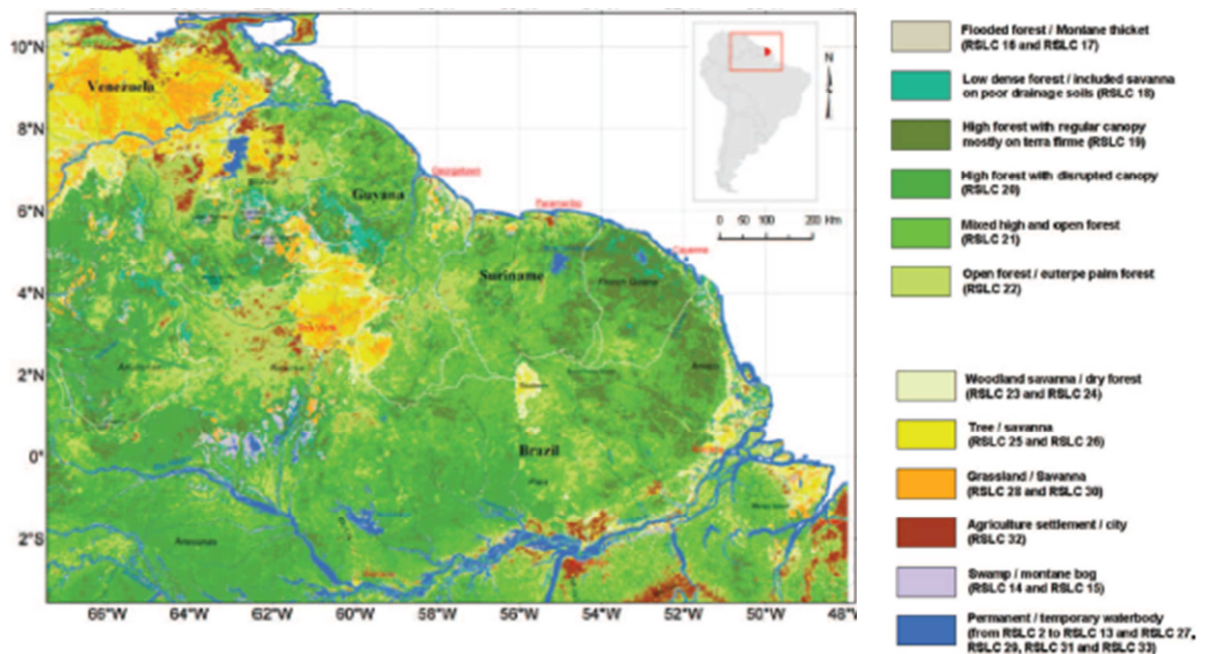


FIGURE 4 : CARTOGRAPHIE DES TYPES DE PAYSAGES FORESTIERS TIREE DE [62] REALISEE PAR TELEDETECTION

I.2.c Contexte socio-économique en Guyane française

Avec ses 85 000 km² la Guyane est le plus petit territoire de la région Amazonienne, mais son massif forestier représente plus d'un tiers de la surface forestière sous administration française (16,5 millions d'hectares en métropole). Quasi-intégralement domaine privé de l'Etat français, elle représente près des deux tiers des forêts publiques (4,7 millions d'hectares) et est la seule FTH sous la responsabilité d'un état membre de l'Union Européenne.

Pour répondre aux déclarations de l'accord de Rio, la France s'est engagée dès 1992 à mettre en œuvre une gestion durable et multifonctionnelle sur ce territoire d'exception : une mission qu'elle a confiée à l'Office National des Forêts (ONF) et aux services ministériels en charge de l'écologie (DEAL ex DIREN)[63]. Cet engagement s'est concrétisé par trois actions importantes : (i) l'abandon des permis d'exploitation forestière dès 1994 au profit de la mise en place d'aménagements forestiers, première étape d'une démarche aboutissant à la certification de la gestion forestière en novembre 2012 ; (ii) la création le 27 février 2007 du plus grand Parc National français au terme d'une démarche engagée dès 1993 ; (iii) l'adoption le 28 juillet 2005 d'un Code Forestier adapté à la Guyane renforcé par la délimitation d'un Domaine Forestier Permanent (DFP) en 2008. Aujourd'hui le massif forestier guyanais bénéficie d'un statut réglementaire et de vocation stable sur plus de la moitié de sa surface (Figure 5) comprenant 20 300 km² de protection forte et intégrale (zone cœur du Parc Amazonien de Guyane - PAG), 24 000 km² à vocation multiple intégrant une part importante de production (Domaine Forestier Permanent géré par l'ONF), 13 600 km² à vocation multiple devant concilier développement et protection (zone d'adhésion du PAG).

Ce cadre général, n'exclut cependant pas les questionnements concernant l'aménagement du territoire et les conflits d'usage, notamment face aux activités minières, et aux besoins de développement agricole et énergétique. En effet, l'activité aurifère, en plein essor en Guyane depuis une quinzaine d'années comme sur le reste du Bouclier Guyanais [64], n'est pas exclue du DFP ni de la zone de libre adhésion du PAG ce qui amène fréquemment les gestionnaires de ces domaines à devoir défendre ou justifier la vocation forestière de secteurs à potentiel minier. Par ailleurs, les choix d'aménagement du territoire restent ouverts dans la zone de libre adhésion du PAG où le développement de secteurs d'exploitation forestière ou agricole n'est pas exclu. Le DFP de l'ONF doit aussi à terme être intégralement aménagé ce qui implique d'effectuer des choix de vocations prioritaires et des compromis entre les différents SE.

Force est de constater que les connaissances nécessaires à l'optimisation de ces choix sont encore minces, la variabilité du massif forestier guyanais vis-à-vis des

INTRODUCTION

différents SE étant encore très mal connue à l'échelle du territoire. Ces lacunes ont été particulièrement criantes lors de la réalisation du Schéma Départemental d'Orientation Minière (SDOM) en 2007 qui a nécessité la proposition de zones prioritaires de protection pour lesquelles peu d'éléments de diagnostic étaient alors disponibles, si ce n'est de simples listes d'espèces et les zonages réglementaires déjà existants [65]. L'acquisition d'informations scientifiques précises sur la diversité des écosystèmes forestiers et de leur fonctionnement est encore à ce jour une étape essentielle pour asseoir une gestion durable raisonnée et efficace sur ce massif.

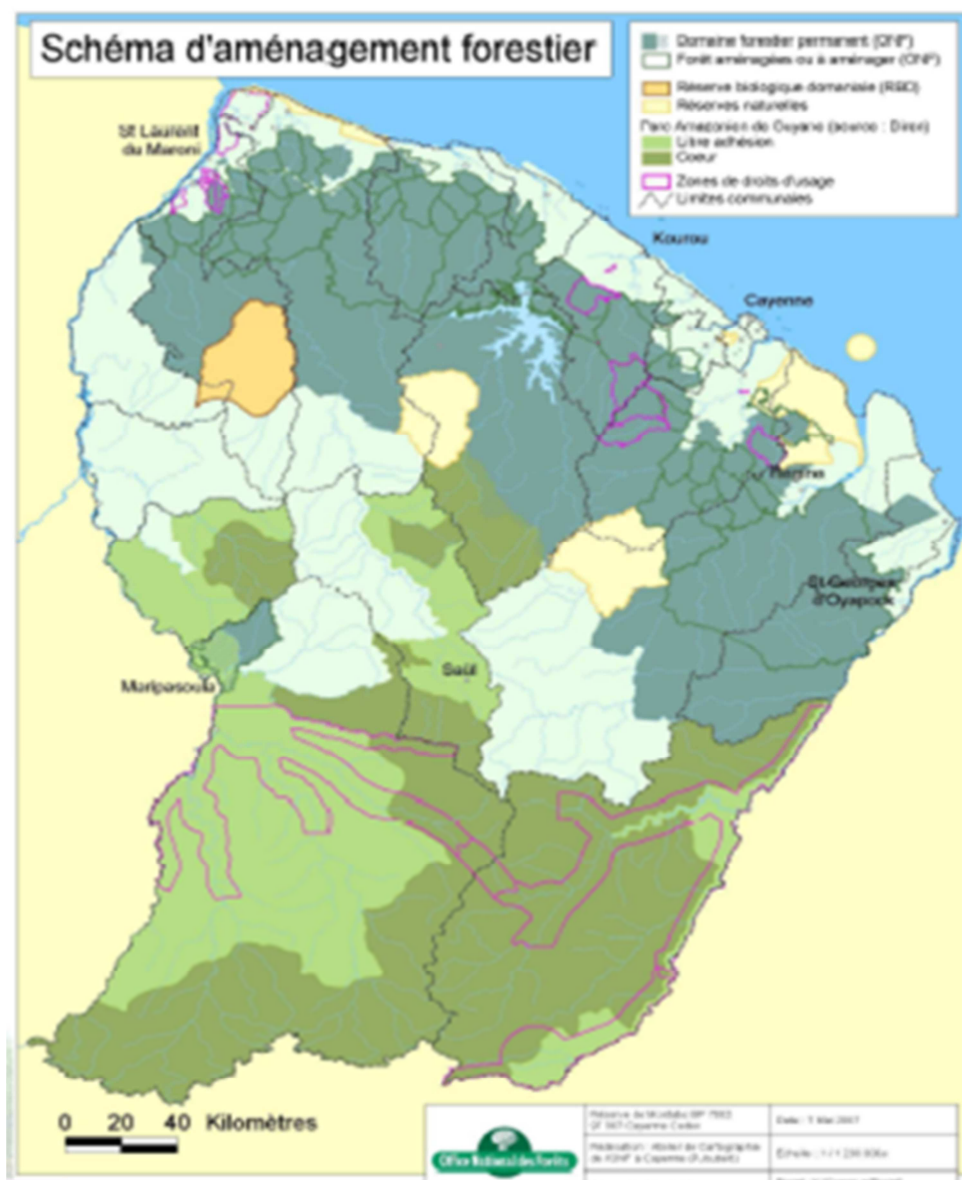


FIGURE 5 : CARTOGRAPHIE DES ZONES FORESTIERES REGLEMENTAIRES EN VIGUEUR EN GUYANE

En vert le Parc Amazonien de Guyane et en gris le Domaine Forestier Permanent géré par l'Office National des Forêts

I.3 Cadre scientifique et structure de la thèse

I.3.a Objectifs et questions de recherche

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse visent à étudier la diversité des écosystèmes forestiers de Guyane, les facteurs déterminant leur variabilité et les conséquences de cette variabilité en termes de services écosystémiques. Ils ont pour finalité de fournir aux gestionnaires et aménagistes locaux de nouveaux outils permettant d'appréhender la diversité écologique des forêts. Mon approche se base sur la définition et la caractérisation d'habitats forestiers à partir de télédétection et de l'analyse de données d'inventaires multidisciplinaires rapides recueillies entre 2006 et 2013 dans le cadre du projet de recherche HABITATS piloté par l'Office National des Forêts (ONF) et l'Office Nationale de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS). Au cours de ces travaux j'ai poursuivi trois objectifs principaux déclinés en autant de question de recherche.

Le premier objectif vise à combler ce que l'on appelle le « Wallacean shortfall » (d'après Lomolino in [66]), c'est-à-dire le déficit de connaissance en termes de distribution régionale des espèces et de variation de composition des communautés (ci-après désigné par le terme de bêta-diversité dans son acceptation la plus large [67]). **La bêta-diversité forestière présente-t-elle des organisations spatiales détectables et à quelles échelles ?** Telle sera la question de recherche relative à ce premier volet. Pour répondre à cette question je me suis inscrit dans un cadre statistique de décomposition de bêta-diversité combinant mesure de la diversité et analyses spatiales [68].

Le deuxième objectif vise à rechercher les mécanismes écologiques à l'origine de l'organisation spatiale de la bêta-diversité observée. Il s'agira principalement de **faire la part entre l'influence des processus déterministes (ou effets de niches) liés aux filtres environnementaux et les processus de stochasticité démographique liés à la dispersion des espèces (ou effets neutre).**

Ces deux premiers objectifs permettront de déterminer à quelles échelles et selon quelles clefs d'entrée il est possible de définir des habitats forestiers représentatifs de cette bêta-diversité.

Enfin le troisième objectif vise à évaluer les conséquences de cette diversité sur les principaux SE pris en compte par les gestionnaires forestiers guyanais, notamment le stockage du carbone (service de régulation) et l'approvisionnement en bois (service de production). « **Quelle influence la biodiversité des forêts guyanaises exerce-t-elle sur les fonctions de production de bois et de régulation du carbone?** » sera la dernière question de recherche abordée.

I.3.b Cadre méthodologique

I.3.b.1 Partitionner la bêta-diversité dans un cadre statistique robuste

La bêta-diversité spécifique des communautés d'arbres forestiers présente-t-elle des organisations spatiales détectables et à quelles échelles ? Dans quelle mesure des facteurs écologiques facilement cartographiables à grande échelle, peuvent-ils rendre compte de ces variations ? Pour répondre à ces questions je me suis inscrit dans un cadre statistique combinant décomposition de la diversité et analyses spatiales [68].

La diversité peut en effet se décomposer en une composante alpha (ou diversité locale) et une composante bêta (relatif aux changements de composition entre localités) [69]. La différence de nature entre bêta et alpha (la première mesurant une variation et la seconde une quantité) est à l'origine de nombreuses polémiques quant à la façon de définir la bêta-diversité (diversité inter-localité, taux de remplacement le long d'un gradient, etc.) et de modéliser sa relation avec la fraction alpha (décomposition additive ou multiplicative) [67,70]. La profusion des indices permettant de mesurer la diversité (basé sur le nombre d'espèces présentes ou en tenant compte de leur abondance, ...) et la nature éminemment incomplète des échantillonnages spécifiques dans des milieux aussi diversifiés que les forêts tropicales humides complexifient encore le problème [71]. Ces questions relatives à la définition et à la mesure de la bêta-diversité sont loin d'être tranchées et font encore l'objet d'une littérature foisonnante.

Parmi les différentes approches proposées pour mesurer la bêta-diversité, j'ai adopté celle basée sur la mesure de variance de tables d'occurrences (i.e. somme des carrées = TSS), qui découlent des tables de relevés classiques (relevés d'abondances d'espèces par localités). Ce cadre proposé par Péliissier et collègues [72] définit la bêta-diversité comme l'inertie inter-relevés de la table (ou part de variance « expliquée » par les relevés = MSS) qui, moyennant différentes pondérations, permet d'obtenir les équivalents de différentes mesures de bêta-diversité. C'est un strict équivalent à toutes les étapes de la décomposition en ce qui concerne Simpson (ou entropie d'ordre 2) et une équivalence formelle au niveau de la table des relevés, pour ce qui est de la Richesse (entropie d'ordre 0) et de Shannon (entropie d'ordre 1). Le système des pondérations entre espèces permet donc de définir plusieurs schémas de décompositions accordant une importance décroissante aux espèces rares selon que la variance totale de la liste des occurrences déplace la référence de l'entropie d'ordre zéro vers l'entropie d'ordre 2 [73].

Au-delà de cette propriété, cette approche possède plusieurs avantages. Premièrement, elle permet une décomposition additive de la diversité (telle que proposée par Lande [74]) et s'adapte ainsi aux tests classiques de comparaison de

INTRODUCTION

variance (ANOVA), le ratio bêta-diversité sur diversité totale pouvant être considérée comme une mesure de R^2 [75]. Deuxièmement, la bêta-diversité peut faire l'objet d'une décomposition multifactorielle, les relevés pouvant être regroupés par facteurs environnementaux ou en fonction de leur relation spatiale à partir de matrices de voisinages ou de classes de distances entre relevés [73]. De plus, au-delà de la seule décomposition de la variance totale de la liste d'occurrences et de la table des relevés, le cadre définit de façon cohérente des familles d'analyses multivariées (i.e. AFC et ANSC) qui permettent la réalisation de typologies duales espèces-relevées, accordant plus ou moins de poids aux espèces rares (AFC ou Analyse Factorielle des Correspondances) ou aux espèces abondantes (ANSC ou Analyse Non-symétrique des Correspondances). Les analyses de covariance, de même nature mais introduisant des tables de variables externes (l'Analyse Canonique des Correspondances ou CCA équivalent de l'AFC et une forme d'Analyse de Redondance RDA appelée ANSC à variable instrumentale) entrent aussi dans ce cadre (table2).

TABEAU 2: CORRESPONDANCE ENTRE LES METHODES D'ORDINATION ET LA DECOMPOSITION DE LA DIVERSITE A PARTIR DES TABLES D'OCCURRENCES TRANSFORMEES

Méthodes d'ordination	Mesures de diversité et partitionnement	Transformation de la table d'occurrence (y_{ai}) et pondération des relevés (δ_a) et des espèces (w_i) à partir des fréquences (p_{ai})	Indice correspondant
AFC	$TSS/n=S-1$	$y_{ai}=p_{ai}/p_{a+}$; $\delta_a=p_{a+}$; $w_i=1/p_{+i}$	S = Richesse
CCA	$R^2=MSS/TSS$		
ANSC	$TSS/n=E$	$y_{ai}=p_{ai}/p_{a+}$; $\delta_a=p_{a+}$; $w_i=1$	E = Simpson-Gini
ANSCIV (RDA)	$R^2=MSS/TSS$		

p_{ai} correspond à la fréquence relative de l'espèce i sur le relevé a – p_{a+} à la somme des fréquences sur le relevé a et p_{+i} à la somme des fréquences de l'espèce i – TSS est la somme des variances de chaque espèce (i.e. $\sum_i w_i \sum_a (y_{ai} - \bar{y}_{.i})^2$ avec $\bar{y}_{.i}$ la fréquence moyenne de l'espèce i) et MSS la variance expliquée par la variable instrumentale (i.e. $\sum_i w_i \sum_a (\hat{y}_{ai} - \bar{y}_{.i})^2$ avec \hat{y}_{ai} la fréquence estimée de l'espèce i sur le relevé a en fonction de la variable instrumentale)

Si cette approche peut soulever certains problèmes conceptuels vis-à-vis de certaines propriétés attendues des indices de mesure de la diversité [76] ou de l'indépendance de calcul exigée, par certains, entre alpha et bêta-diversité [70], son utilisation avec des métriques de Simpson est reconnue comme robuste, et cohérente avec d'autres types d'approches, par exemple celle basée sur l'entropie ou, plus directement, avec les fonctions de similarité. Ces dernières sont centrales dans les approches classiques de génétique des populations et sont très facilement connectables avec les paramètres fondamentaux de la théorie neutre (voir plus loin) [77]. Outre que cette approche possède le grand avantage de pouvoir s'insérer dans le cadre des analyses multivariées classiques (analyses de types AFC, ANSC, avec ou sans contraintes – voir ci-dessus), elles peuvent aussi se décliner dans le cadre des

analyses spatiales classiques de types variogrammes [78]. La combinaison de ces deux cadres statistiques dégage aujourd'hui de puissants outils de décomposition de la diversité dans un cadre spatialement explicite et connecté à son environnement [68].

1.3.b.2 Expliquer les patrons de diversité par les effets de niche et effets neutres

Quelle est la part relative de diversité expliquée par les effets de niches liés aux filtres environnementaux et par les effets neutre ? Cette problématique est récurrente en écologie, notamment des écosystèmes tropicaux dont on cherche à comprendre l'origine de la très forte diversité. Deux théories majeures définissent le cadre conceptuel dans lequel sont abordées les questions relatives aux patrons de diversité (abondances relatives des espèces, diversité phylogénétique, distributions dans l'espace et dans le temps, etc.) : la théorie des niches et la théorie neutre. Elles ont été maintes fois exposées, testées et longtemps opposées mais sont actuellement plus souvent perçues comme complémentaires [79].

Très succinctement, la théorie des niches écologiques, proposée par Hutchinson [80] explique la diversité des communautés par la diversification des « niches », c'est-à-dire des conditions d'accès aux ressources et à l'énergie nécessaire au maintien des populations. Comme aucune espèce ne peut être la meilleure compétitrice dans tous les domaines mais doit se plier à des compromis fonctionnels [81], la survie de leur population va donc dépendre de leur plus ou moins bonne adaptation au milieu, c'est-à-dire la plus ou moins bonne adéquation de leur niche théorique (ou fondamentale) avec l'habitat en place. La niche de chaque espèce serait la résultante de son évolution. Théoriquement, deux espèces occupant la même niche se retrouvent en compétition ce qui doit aboutir inéluctablement à la disparition d'une des deux espèces (exclusion compétitive [82]). De ce point de vue, seule une forte diversification des niches (diversité des traits de vie, variabilité des besoins au cours de l'ontogénie, ...mais aussi incluant les interactions biotiques) peut expliquer la coexistence d'un grand nombre d'espèces. La théorie de la perturbation intermédiaire [83], s'inscrit aussi dans ce cadre puisqu'elle prévoit un maximum de diversité dans des conditions de perturbation modérées (en intensité et en fréquence) permettant ainsi le maintien d'une variabilité spatiale et temporelle de l'environnement et des stades successionnels [84].

A l'inverse, la théorie neutre tente d'expliquer la diversification des communautés sans avoir à faire appel une spécialisation des espèces, ni même à toute forme de variance entre individus. Elle démontre que même dans une situation de complète équivalence écologique des espèces, les phénomènes stochastiques de recrutement, dispersion et de mortalité, en présence d'un nombre fini d'individus, sont suffisants pour expliquer une dérive écologique entre communautés. Plus précisément chaque mortalité d'un individu au sein de la communauté à une probabilité $(1-m)$ de laisser

place à la naissance d'un nouvel individu d'une espèce déjà présente au sein de la communauté (recrutement). Cependant, il y existe aussi une probabilité m pour que ce nouvel individu provienne d'une espèce extérieure (immigration) provenant de la méta-communauté. Cette probabilité m dépend de la capacité de dispersion des espèces (dispersal limitation). Au sein de la méta-communauté, l'apparition d'une nouvelle espèce (spéciation) participe aussi à cet équilibre avec une probabilité θ . La calibration de ces deux seuls paramètres m et θ suffit à générer des distributions d'abondances d'espèces non-triviales et très souvent non-différentiables des patrons observés en FTH concernant, aux niveaux local et régional, les distributions d'abondances d'espèces, les relations aires-espèces et certaines mesures de bêta-diversité [85].

Il n'est guère discutable que des mécanismes relevant du concept général de niche existent dans les écosystèmes considérés et il n'est pas non plus discutable que la dispersion limitée et la stochasticité démographiques façonnent, dans une certaine mesure, la dynamique des populations des différentes espèces [86,87]. La question concernant l'importance relative de ces deux mécanismes potentiels non exclusifs a déjà plusieurs fois été posée en Guyane mais toujours à des échelles locales difficilement généralisables et la question reste donc encore aujourd'hui ouverte.

La ligne de force sur laquelle je vais m'appuyer au cours de cette thèse pour aborder cette question est tirée des travaux précurseurs de Paget [88]. Elle suppose une relation forte entre le contexte géomorphologique et la composition forestière, liée à différents mécanismes, probablement interdépendants, et relevant chacun du concept global de niche. La variabilité des formes de reliefs, que l'on peut caractériser à différentes échelles, reflèterait la diversité des conditions environnementales abiotiques (géologique, pédologique, topographique) à diverses échelles et permettrait donc d'expliquer celle des habitats forestiers. Les typologies et cartographies géomorphologiques auraient donc une valeur prédictive sur la distribution des sols et les compositions floristiques [88]. Cette hypothèse a rapidement été adoptée par les forestiers qui ont alors utilisé la géomorphologie comme clef de stratification pour l'analyse écologique des forêts à aménager [89]. La question se pose donc aujourd'hui de la réelle efficacité de cette séduisante approche dont il est impératif de tester formellement la performance en termes de pouvoir explicatif (au sens de la décomposition de la variance floristique des communautés).

1.3.b.3 Analyser les relations entre biodiversité et SE à l'échelle du territoire

Quelle influence la biodiversité exerce-t-elle sur les autres SE notamment ceux relatifs à la production et à la régulation ? Les capacités de production et de stockage des écosystèmes sont-elles fonctions de leur diversité ? Peut-on optimiser

INTRODUCTION

conjointement les SE de production et la biodiversité ou doit-on rechercher un nécessaire compromis ?

Face à la perte de biodiversité observée dans les écosystèmes perturbés ou transformés par l'homme, ces questions relatives au lien biodiversité-SE s'imposent comme une problématique complexe mais incontournable [90]. De nombreuses expérimentations ont été menées pour tenter de répondre à celles-ci et suggèrent une corrélation positive entre biodiversité et autres SE [91] avec cependant des effets de seuils [92]. L'optimisation des SE nécessiterait donc un certain niveau de diversité, notamment fonctionnelle, permettant de garantir une utilisation maximale des ressources fournies par l'environnement, et une stabilité de la productivité dans le temps [93]. Cependant, la plupart de ces essais ont été menés à des échelles locales, sur des écosystèmes artificialisés et simplifiés à l'extrême (généralement des expérimentations aux champs sur culture agricoles). La généralisation des résultats de ces expérimentations au « monde réel » est donc parfois critiquée voire controversée [94].

Qu'en est-il effectivement pour des écosystèmes naturels et hyper-diversifiés, telle que les écosystèmes forestiers guyanais, et sur des échelles opérationnelles plus larges ? Dans notre contexte la question des relations biodiversité-SE se pose plutôt en termes de stratégie de conservation et de gestion globale des SE à l'échelle du territoire [95] plutôt que d'optimisation des multiples SE à l'échelle locale. La nature des relations entre biodiversité et SE dans les écosystèmes forestiers naturels est aussi à même de nous renseigner sur les conséquences des processus de perturbation ou de secondarisation des forêts sur les SE (e.g. [96]) mais cet aspect ne sera pas abordé dans cette thèse. L'analyse qui sera menée ne relève pas de la recherche de corrélations à valeur déterministe inhérentes à des mécanismes reliant diversité et SE mais relève d'une analyse de congruence entre services à différentes échelles [97]. Si une corrélation positive entre la biodiversité et les autres SE se confirme dans notre contexte (ce qui est loin d'être évident compte-tenu des effets de saturation observés sur des écosystèmes simplifiés), les stratégies de conservation de la biodiversité peuvent aussi indirectement servir d'autres objectifs comme la séquestration du carbone par exemple (e.g. [98]). La nature de la relation biodiversité-SE peut aussi accentuer ou au contraire détendre les contraintes imposées pour la gestion multifonctionnelle des forêts et des territoires [99]. Cette problématique sera abordée à l'aide d'analyses de covariance (telles que proposées par Kremen [27]) et sera mise en œuvre à l'aide d'analyses multivariées (tel que Grimaldi [100]), permettant d'appréhender les relations entre biodiversité et SE en tenant compte des interactions possibles entre services.

I.3.c Structure du document

Cette thèse est organisée en trois chapitres qui s'appuient essentiellement sur des articles publiés, soumis ou en cours de rédaction. Chaque chapitre est structuré en quatre parties : une introduction, deux parties de développement prenant généralement la forme d'articles et une conclusion spécifique.

Le premier chapitre est intitulé « Diversité et Distribution ». Il débute par une synthèse rapide de l'état des connaissances concernant la diversité des écosystèmes forestiers guyanais et expose les hypothèses dont je me suis inspiré pour organiser ce travail de recherche, notamment celle d'une structuration de la diversité forestière par la forme des reliefs (ci-après désigné sous le terme de géomorphologie). La première partie présente les méthodes que j'ai préalablement développées afin de pouvoir tester explicitement cette hypothèse à partir d'inventaires forestiers rapides. La deuxième partie présente la démarche d'analyse multi-échelle qui m'a permis de tester explicitement les relations entre géomorphologie et composition forestière et de mettre en évidence une forte structuration de la bêta-diversité à l'échelle des paysages.

Le deuxième chapitre est intitulé « Déterminants et Mécanismes ». Il expose les différents mécanismes pouvant expliquer les liens entre forme des reliefs et diversité forestière, et focalise particulièrement sur l'étude des relations entre géomorphologie, sols et végétation. La première partie décrit l'organisation des systèmes-sols en relation avec la forme des reliefs suggérant l'influence d'un effet de filtre édaphique sous-jacent au déterminisme géomorphologique de la diversité forestière. La deuxième partie évalue formellement la contribution de cet effet de filtre édaphique dans le déterminisme de la bêta-diversité et confirme que les effets de niches sont insuffisants pour expliquer à eux seuls la diversité actuelle des forêts guyanaises. Ces résultats sont mis en perspectives avec la bibliographie afin de replacer la diversité observée dans un cadre historique et biogéographique.

Le troisième chapitre est intitulé « Diversité et Services Ecosystémiques ». Il vise à appréhender les conséquences sur les SE de la diversité écosystémique précédemment mise en évidence à la lumière des deux précédents chapitres. La première partie, focalise spécifiquement sur l'évaluation et la cartographie du stock de biomasse forestière à partir des inventaires forestiers, comme indicateur du service de régulation du cycle du carbone rendu par la forêt. Dans la deuxième partie, les mesures de biodiversité développés dans le premier chapitre sont mises en perspectives avec cet indicateur biomasse, les stock de carbone du sol évalué dans le deuxième chapitre et de nouveaux indicateurs d'approvisionnement en bois afin de mettre en évidence les compromis entre biodiversité et principaux SE.

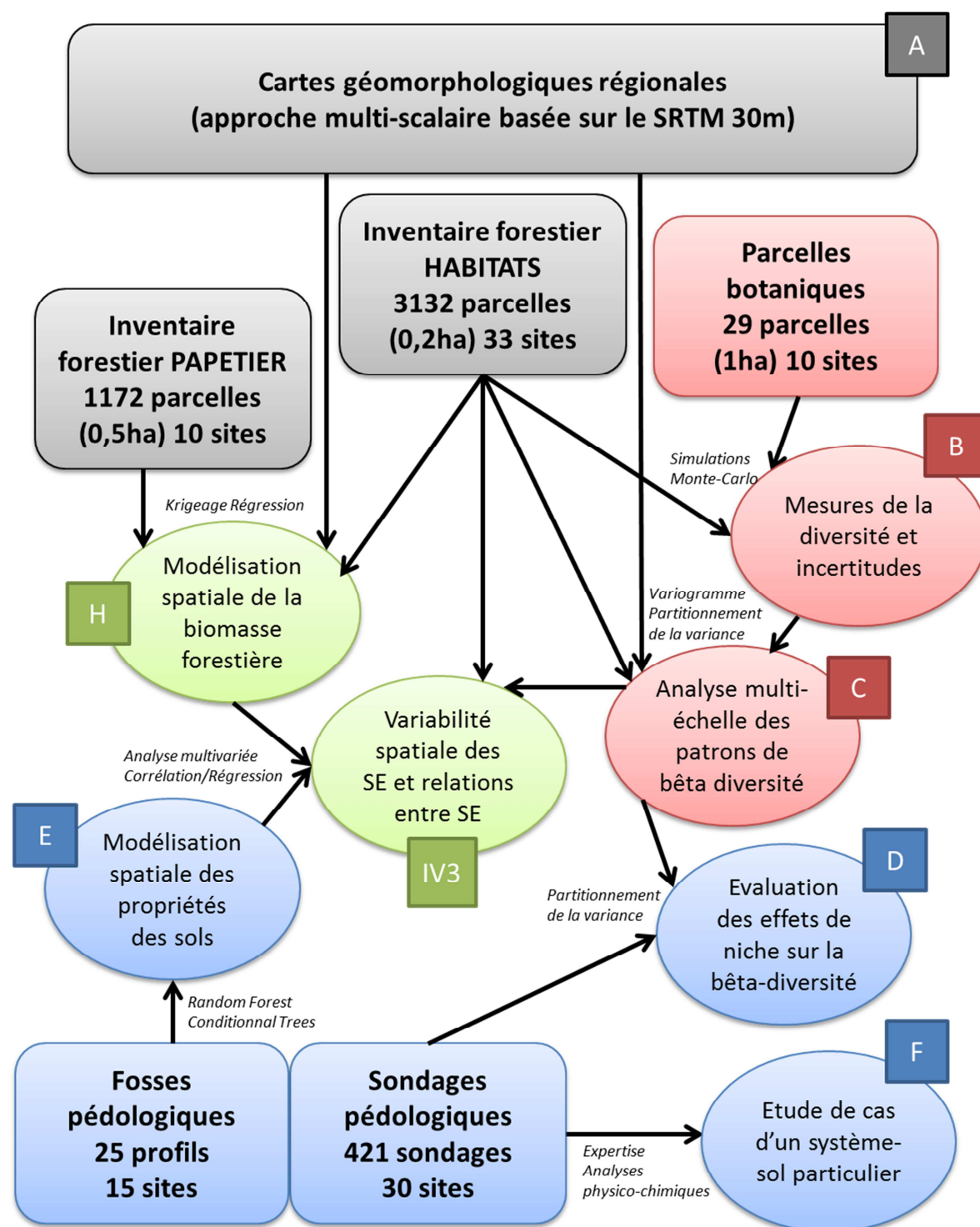


FIGURE 6 : SCHEMA D'ARTICULATION DE LA THESE.

Les principales données d'entrée sont indiquées dans les rectangles – les différentes étapes d'analyse sont figurées par les cercles – chaque chapitre est indiqué par une couleur différente – les lettres encadrées indiquent les sections ou articles (en annexes) correspondants à l'étape d'analyse – Les italiques précisent les principales méthodes employées

Chapitre 2

II Diversité et distribution

II.1 Introduction au chapitre

II.1.a Etat des connaissances sur la diversité forestière guyanaise

L'inventaire de la flore de la Guyane a débuté dès le 18^e siècle notamment avec les travaux de Fusée-Aublet, mais c'est essentiellement depuis la création de l'Herbier ORSTOM/IRD de Guyane, par Oldeman dans les années 1980, que les efforts de collecte et d'inventaire se sont accélérés [55]. Aujourd'hui avec environ 4250 espèces d'Angiospermes répertoriées, on estime connaître plus de 85% des plantes à fleurs présentes sur le département. Cependant l'analyse macro-écologique des patrons de distribution d'abondances laisse entrevoir un large déficit de connaissance des espèces d'arbres les plus rares [42]. De plus, si la flore guyanaise est aujourd'hui globalement parmi les mieux connues, une large partie du territoire est encore sous-échantillonnée [65]. La distribution des espèces, leurs préférences stationnelles, leurs modalités d'assemblage en communauté restent encore largement méconnues – c'est ce que l'on appelle le déficit « Wallacéen » [66].

Les espèces d'arbres représentent à elles seules près de 40% de ce cortège floristique forestier (1600 espèces recensées en Guyane [43]) et concentrent l'essentiel de la biomasse forestière [101]. De nombreuses études ont déjà été menées depuis les années 1970 pour tenter de comprendre comment s'assemblent ces nombreuses espèces au sein des communautés hyper-diversifiées et comment ces assemblages réagissent à leur environnement. Cependant l'essentiel de ces études se sont jusqu'à présent focalisées sur l'échelle locale au sein de dispositifs expérimentaux très instrumentalisés, dont la valeur représentative est encore mal cernée compte-tenu de leur concentration dans la partie nord du territoire (Figure.7 – Paracou, Piste de St Elie, Nouragues).

II.1.a.1 Un effet de niche marqué à l'échelle locale

La diversité de la forêt guyanaise a souvent été abordée sous le prisme des relations sol-végétation à l'échelle locale (i.e. celle de placettes de quelques hectares) [28,88,102-106]. Ces études ont mis en évidence l'influence significative des effets de niche (c'est-à-dire l'influence des conditions environnementales sur la capacité de survie des espèces via la modification des conditions d'accès aux ressources [80]). L'influence de la qualité du drainage interne des sols sur l'abondance des

espèces a été plusieurs fois démontrée sur les différents dispositifs guyanais avec cependant des résultats variables voire parfois contradictoires en terme d'autécologie des espèces (voir tableau 3). Le contraste entre le cortège floristique des bas-fonds sur sols hydromorphes et celui des forêts de terre ferme est relativement bien marqué et relativement stable entre les sites, avec quelques espèces indicatrices évidentes. Les fortes contraintes édaphiques induites par l'engorgement permanent des sols entraînent non seulement une sélection des espèces les mieux adaptées à l'anoxie mais favorisent aussi le cortège des espèces pionnières et/ou héliophiles du fait d'une dynamique de perturbation autoentretenu [28,107] : l'engorgement du sol limite l'enracinement ce qui maintient une ouverture permanente de la canopée du fait de la fréquence des chablis ; le fort éclaircissement favorise les espèces pionnières héliophiles à courte durée de vie ce qui entretient par ailleurs la mortalité à un taux élevé ; la chute des arbres depuis les pentes dominantes vers les bas-fonds en aval participent aussi à cette dynamique.

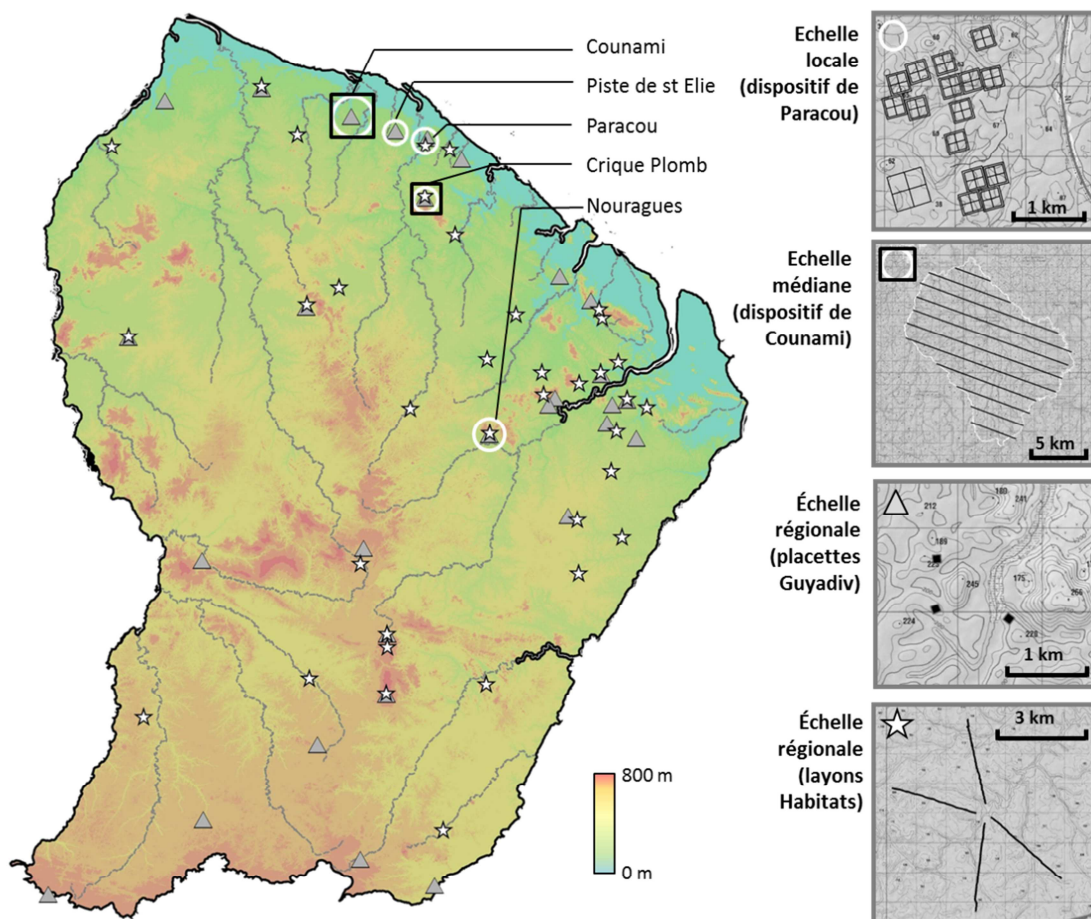


FIGURE 7 : CARTOGRAPHIE DES SITES D'ETUDES DE LA DIVERSITE FORESTIERE MIS EN PLACE EN GUYANE DEPUIS LES ANNEES 1970

CHAPITRE 2 : DIVERSITE ET DISTRIBUTION

TABEAU 3: SYNTHÈSE DES ANALYSES DES PRÉFÉRENCES STATIONNELLES MISES EN ÉVIDENCE SUR LES PRINCIPAUX SITES D'ÉTUDES GUYANAIS

Taxons	PAR	STE	COU	PLB
Anacardiaceae				
<i>Thrysodium guianense</i>		P		P
Annonaceae				
<i>Duguetia calycina</i>		M		
<i>Oxandra asbeckii</i>	P	M	M+P	(P)
<i>Unonopsis rufescens</i>		P		
Apocynaceae				
<i>Couma guianensis</i>	M+H			
<i>Geisospermum laevis</i>			P	
<i>Lacmellea floribunda</i>		(M)		
Arecaceae				
<i>Astrocaryum sciophilum</i>		P		P
<i>Euterpe oleracea</i>	H	H	H	
<i>Oenocarpus bataua</i>	H	H	H	
<i>Attalea maripa</i>	H			
<i>Oenocarpus bacaba</i>	P	P		
Bignoniaceae				
<i>Jacaranda copaia</i>	H+M	(H)	O	
Burseraceae				
<i>Protium sagotiana</i>		P		(P)
<i>Protium sp1</i>		P		P
<i>Protium subseratum</i>		P		
<i>Tetragastris panamaensis</i>		P		
Caryocaraceae				
<i>Caryocar glabrum</i>	P	O	O	
Chrysobalanaceae				
<i>Licania alba</i>	M+H	M		(M)
<i>Licania canescens</i>	P	P		
<i>Licania heteromorpha</i>	P	O		(M)
<i>Licania laxifolia</i>				M
<i>Licania membranacea</i>	P	O		(P)
<i>Parinari campestris</i>	H			
Clusiaceae				
<i>Moronobea coccinea</i>	M	M	P	M
<i>Symphonia globulifera</i>	H		H	(M)
<i>Symphonia sp1</i>	M	(H)		P
<i>Tovomita spp.</i>		(P)		M

Taxons	PAR	STE	COU	PLB
Dichapetalaceae				
<i>Tapura sp.</i>	M			
Euphorbiaceae				
<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i>	P+M	M	(P+M)	(M)
<i>Conceveiba guianensis</i>	H		(H)	
<i>Hieronima oblonga</i>	H		O	
<i>Mabea piriri</i>	H+M			
<i>Pausandra fordii</i>				M+P
<i>Pogonophora schomburgkiana</i>	M		(P)	M+P
<i>Sagotia racemosa</i>		P		
<i>Sandwithia guianensis</i>		P		
Goupiaceae				
<i>Goupia glabra</i>	H		O	
Lauraceae				
<i>Licaria chrysophylla</i>		P		
<i>Licania irwinii</i>				M
<i>Ocotea ceanothifolia</i>		P		
Lecythydaceae				
<i>Couratari calycina</i>				M
<i>Eschweilera alata</i>				M
<i>Eschweilera congestifolia</i>				M
<i>Eschweilera coriacea</i>	H+M			
<i>Eschweilera chartaceifolia</i>		H		
<i>Eschweilera decolorans</i>	(P)			P
<i>Eschweilera micrantha</i>		P		P
<i>Eschweilera parviflora</i>		P		P
<i>Eschweilera sagotiana</i>	P+M	H		
<i>Eschweilera wachenheimii</i>				(P)
<i>Lecythis idatimon</i>		M		O
<i>Lecythis persistens</i>	H+M	H+M		O
<i>Lecythis poiteaui</i>		P		
<i>Lecythis praeclara</i>				P
Leguminosae-Caesalpinioideae				
<i>Bocopa prouacensis</i>	P	(P)	P	P+M
<i>Crudia bractea</i>		M	O	P
<i>Dicorynia guianensis</i>	P	(M)	(P+M)	P
<i>Eperua falcata</i>	H+M	H+M	(P)	M+P

CHAPITRE 2 : DIVERSITE ET DISTRIBUTION

Taxons	PAR	STE	COU	PLB
<i>Eperua grandiflora</i>	M+P	(M)	H	0
<i>Macrolobium bifolium</i>			H	
<i>Monopteryx inpa</i>				P
<i>Peltogyne venosa</i>		P	P	(M+P)
<i>Recordoxylon speciosum</i>	H+M			
<i>Swartzia polyphylla</i>	(P)			
<i>Tachigali melinonii</i>		H		
<i>Vouacapoua americana</i>	P	0	P+M	
Leguminosae-Faboideae				
<i>Andira coriacea</i>				M
<i>Pterocarpus officinalis</i>	H			
<i>Taralea oppositifolia</i>				M
<i>Vatairea erythrocarpa</i>			H	
Leguminosae-Mimosoideae				
<i>Balizia pedicellaris</i>	H+M		0	
<i>Calliandra hymenaeoides</i>				M
Loganiaceae				
<i>Antonia ovata</i>	H			(M)
Malvaceae				
<i>Pachira dolichocalyx</i>		H		
Melastomataceae				
<i>Miconia affinis</i>				(M)
<i>Mouriri crassifolia</i>			(M+P)	
Meliaceae				
<i>Carapa procera</i>	H	H	H	
Myristicaceae				
<i>Iryanthera hostmanii</i>	H+M	H		
<i>Iryanthera sagotiana</i>	P	P	M+P	P
<i>Virola michelii</i>	P	(P)	M	(P)
<i>Virola surinamensis</i>	H			
Myrtaceae				
<i>Myrcia decorticans</i>		H		
Nyctaginaceae				
<i>Neea floribunda</i>		P		
Ochnaceae				
<i>Ouratea melinonii</i>		H		
Polygonaceae				
<i>Coccoloba mollis</i>	H			
Rubiaceae				

Taxons	PAR	STE	COU	PLB
<i>Chimarris turbinata</i>			M	
<i>Duroia genipoides</i>				M
<i>Posoqueria latifolia</i>		P		
Rutaceae				
<i>Esenbeckia cowanii</i>				M
Salicaceae				
<i>Laetia procera</i>	H			
Sapotaceae				
<i>Ecclinusa guianensis</i>		P		
<i>Manilkara bidentata</i>				M
<i>Micropholis obscura</i>		P		
<i>Pouteria grongrijpii</i>		H		
<i>Pouteria grandis</i>		M		
<i>Pouteria sp21</i>		P		
<i>Pouteria torta</i>		P		
<i>Pradosia cochleraria</i>	P		M	P
Simaroubaceae				
<i>Simaba cendron</i>	M+H		0	
<i>Simarouba amara</i>	H			
Siparunaceae				
<i>Siparuna decipiens</i>		P		
Violaceae				
<i>Rinorea amapensis</i>				M
Vochysiaceae				
<i>Qualea rosea</i>	P			

PAR = Paracou [28], STE = St Elie [102], PLB = Montagne Plomb [88], COU = Counami (analyses reprises d'après les données [108]– nature des sols approchée par la topographie).

(H=préférence pour les sols hydromorphes, P=pour les drainages profonds, M= pour les drainages intermédiaires superficiels ou bloqués, 0 = sans préférence marquée – entre parenthèse les préférences peu marquées)

Les espèces ou groupes d'espèces montrant des préférences concordantes entre les sites sont indiquées en gris.

L'influence de la qualité du drainage au sein des forêts de terre ferme, sur un gradient plus subtil, est moins évidente et a été plus rarement étudiée [102,105]. Un effet de filtre reste cependant sensiblement perceptible : le cortège floristique est de plus en plus réduit au fur et à mesure de l'intensification des contraintes, certaines espèces communes intolérantes à un engorgement même temporaire étant rapidement exclues de la compétition intracommunautaire [105]. L'étude d'autres contextes stationnels très contraignants (et marginaux en termes de fréquences et d'extension spatiale) comme les forêts sur « cuirasses affleurantes » ou sur « saprolites superficielles » suggère aussi une situation où l'équilibre entre espèces habituellement fréquentes et espèces plus rares est rompu sous l'effet du filtre édaphique : certaines espèces rares très particulières deviendraient nettement plus compétitives dans ces contextes environnementaux hors normes [88]. La richesse floristique locale est alors manifestement réduite et la structure du peuplement fortement modifiée (augmentation de la densité des tiges, réduction du diamètre moyen et de la hauteur de canopée, abondance des lianes ...). Cependant, aucune généralisation d'espèces originales indicatrices strictement inféodées à ces milieux n'a vu le jour jusqu'à présent, certaines expertises suggérant même que le cortège floristique de ces habitats particuliers (souvent de petite taille) est globalement très peu différencié et que les seules différences avec les forêts sur sols profonds voisines résident dans la structure forestière [109]. Les effets de filtres sont par contre poussés à leur paroxysme dans les forêts sur sables blancs où la diversité floristique chute au profit d'un petit pool d'espèces endémiques et très spécialisées [61]. Cependant ces forêts qui ne couvrent que quelques kilomètres carré en Guyane (essentiellement dans le Nord-Ouest), ont été peu étudiées sur notre territoire au contraire du Guyana et de l'Amazonie centrale où elles sont beaucoup plus fréquentes [110].

II.1.a.2 Agrégation et autocorrélation spatiale : dispersion ou effets de niche ?

La diversité des écosystèmes guyanais a rarement été étudiée à une échelle régionale [111] ou bien le plus souvent à travers de simples comparaisons de couple de sites peu nombreux dont la représentativité reste indéterminée [88,112,113]. Les comparaisons des cortèges floristiques de sites rapprochés (i.e. Paracou, St Elie et Crique Plomb éloignés de quelques dizaines de kilomètres dans le secteur du Bas-Sinnamary) laissent apparaître des effets de « site » sensibles - de même que l'étude des variations de composition au sein du massif expérimental de Counami situé dans un secteur proche (Bas-Iracoubo). Cette évolution de la dissimilarité de composition avec la distance est apparemment indépendante des effets sols [88,108] et interprétée comme une conséquence des effets neutres relatifs à la limitation de la dispersion des espèces et à la dérive écologique qu'elle induit [85]. Les variations de composition et de richesse observées entre sites peuvent en effet simplement être liées à des événements aléatoires au cours des processus de régénération [85] sans forcément impliquer des effets de filtre environnemental. A l'échelle locale, l'effet de

la dispersion limitée sur la composition des communautés d'arbres forestiers est très marqué au regard de la répartition agrégative de nombreuses espèces [53,114-117]. La dissémination zoochore, dominante en Guyane, engendre elle aussi très souvent des répartitions hétérogènes dans l'espace qui contribuent à ce processus de limitation de la dispersion [118-121]. Cet effet peut logiquement être encore plus marqué à l'échelle régionale compte-tenu des faibles vitesses de migration des espèces d'arbres tropicaux [122].

Une récente étude sur un réseau de neuf placettes forestières sur sol profond de terre ferme tend à démontrer l'existence d'un sensible conservatisme phylogénétique et fonctionnel au sein des communautés forestières guyanaises [123]. Cependant, si ce conservatisme est interprété comme un effet de niche environnementale, rien ne permet explicitement de valider cette hypothèse, aucune caractérisation précise du milieu n'étant introduite dans cette analyse. Ce conservatisme pourrait donc tout aussi bien provenir de la persistance d'un fort effet de filtre plus ancien, voire d'une simple agrégation spécifique fortement marquée sur certaines parcelles.

L'existence de processus spatiaux liés à la dispersion, à l'origine de phénomènes d'autocorrélation, complique fortement l'analyse statistique des effets de niches [28,124]. De plus, il est difficile de généraliser les tests des effets de niche sur divers sites présentant des cortèges floristiques à la base très différents. Par ailleurs, compte-tenu du faible nombre de sites étudiés, rien ne permet d'affirmer à ce jour que les variations floristiques observées entre sites ne soient pas contrôlées par des facteurs environnementaux à large empreinte mal appréhendés (de type climatique ou géologique) plutôt que par des effets de dispersion. De fait, la description des différentes échelles de structuration de la diversité reste encore très fragmentaire. Seul un échantillonnage multi-échelle ad-hoc paraît à même d'évaluer l'importance relative de ces structures et de tester de façon robuste leur lien avec de possibles effets de niche [68].

II.1.b La géomorphologie indicatrice de la diversité forestière ?

La seule tentative d'analyse multi-échelle des structures de diversité a été effectuée dans le cadre du programme de recherche DIME (Diversité Multi-Echelle) entre 2003 et 2006 en s'appuyant sur une mise en réseau de quatre sites d'études précédemment cités (Paracou, St Elie, Counami et Crique Plomb-Montagne Plomb). Là encore, l'étendue spatiale de l'approche reste limitée à une petite région naturelle ne dépassant pas quelques centaines de kilomètres-carré (Figure 6) mais les hypothèses qui s'en dégagent et les méthodes qui en découlent ont largement inspirés les travaux de cette thèse [111].

Ces travaux confirment tout d'abord la stabilité des effets de niche liés à l'hydromorphie, et aux modalités de drainage en lien avec le degré d'amincissement du profil pédologique sur les sols de terre ferme. Ils proposent par ailleurs une méthode statistique robuste permettant de tester les effets environnementaux aux différentes échelles dans un cadre cohérent de décomposition spatiale de la diversité [73,78]. Enfin, ils semblent confirmer l'hypothèse émise par Paget [88] d'un lien entre composition floristique et systèmes géomorpho-pédologiques. En clair la nature et les propriétés des sols seraient fortement liées à la géomorphologie locale (i.e. la forme des reliefs). L'analyse des formes de modelé permettrait donc d'approcher efficacement les conditions édaphiques locales en l'absence de mesure directe de la qualité des sols [111]. C'est une des hypothèses structurantes testées dans cette thèse.

II.1.c Travaux préalables à une étude régionale de la diversité

La généralisation de ces résultats à l'échelle de la Guyane entière apparaît alors comme la suite évidente à ce programme d'avant-garde mais nécessite alors deux conditions absolument nécessaires pour sa réalisation.

La première condition consiste en une analyse homogène, multi-échelle et complète de la forme des reliefs à l'échelle du département, qui vise à dépasser les approches interprétatives développées jusque-là [125]. C'est ce à quoi j'ai contribué, avec plusieurs collaborateurs et stagiaires, lors de travaux préparatoires s'appuyant sur une analyse géostatistique de données radar SRTM à résolution de 30m (Shuttle Radar Topography Mission - <http://srtm.usgs.gov/index.php>). Les méthodes adoptées et les produits obtenus sont présentés en annexe A. La carte des paysages géomorphologiques qui en découle est représentée sur la figure 8.

La deuxième condition consiste en la mise en place d'un échantillonnage emboîté qui puisse s'adapter au cadre méthodologique proposé et embrasser la totalité des gradients environnementaux régionaux. Compte-tenu de la variabilité régionale observée cela implique l'inventaire floristique d'un grand nombre de placettes (i.e. > 1000) difficile à envisager à des coûts raisonnables avec des méthodes de relevés botaniques standard. L'utilisation d'inventaires forestiers rapides et facilement répétables, s'est donc imposée donc comme une alternative à condition de contrôler rigoureusement la qualité taxonomique des informations fournies. C'est dans cet optique que j'ai expérimenté et mis en œuvre un plan d'échantillonnage ambitieux dans le cadre de deux programmes de recherche, que j'ai copiloté entre 2006 et 2013, en collaboration avec l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage (ONCFS), l'Herbier de Cayenne et l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD), le Parc Amazonien de Guyane (PAG) et d'autres partenaires. C'est l'ensemble de ces données, récoltées au cours de 7 années de travaux de terrain, qui est utilisé

comme principale source de données dans ma thèse (inventaires HABITATS). Ces données sont présentées dans les deux articles qui composent ce chapitre (Annexes B et C) et sont localisées sur la figure 9.

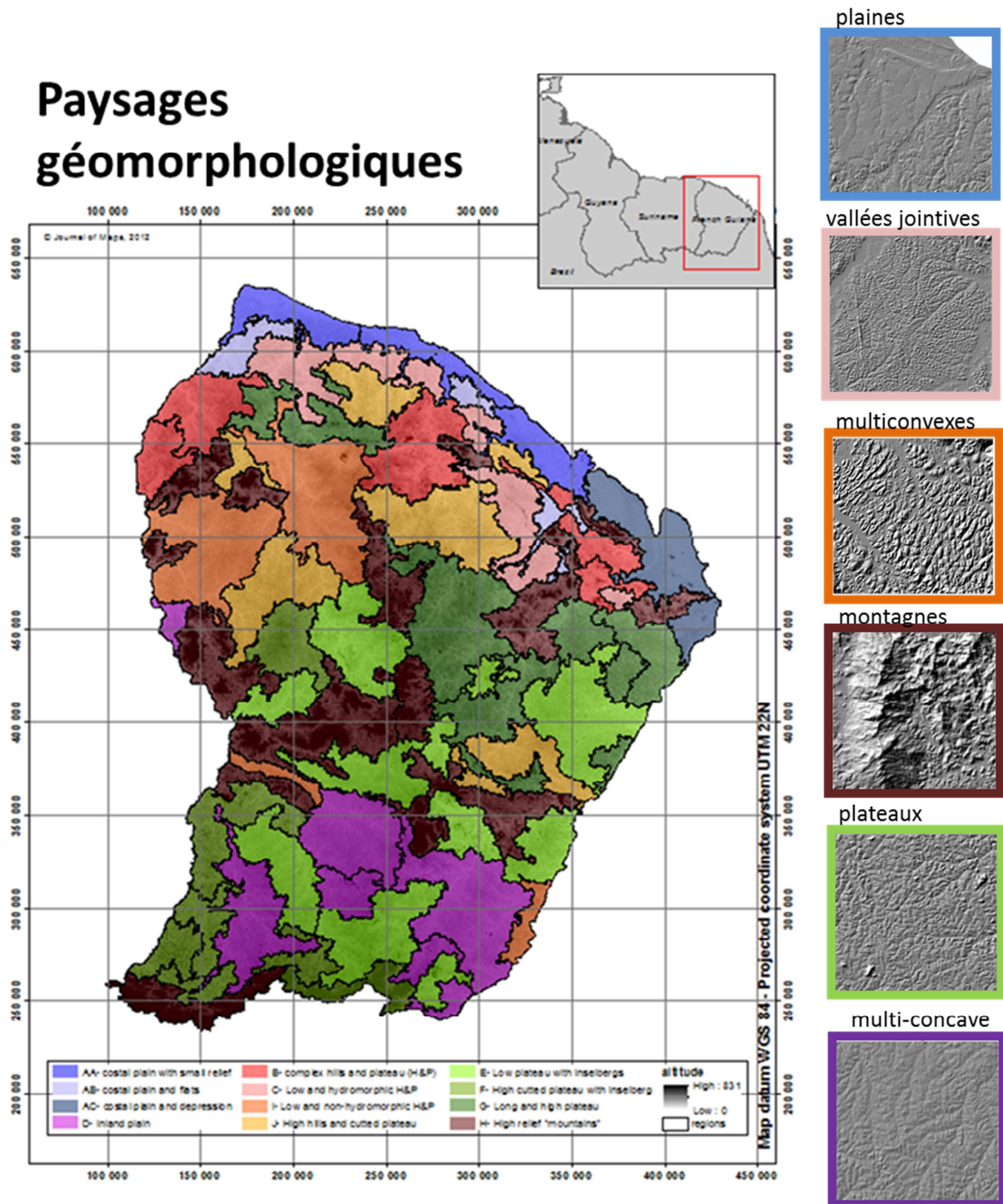


FIGURE 8 : CARTE DES PAYSAGES GEOMORPHOLOGIQUES TIREE DE [126] ISSUE D'UNE ANALYSE DU MODELE D'ELEVATION DU SRTM-30M

Les imagerie à droite illustrent les grandes catégories de paysages par des extraits du SRTM de 20km x 20km

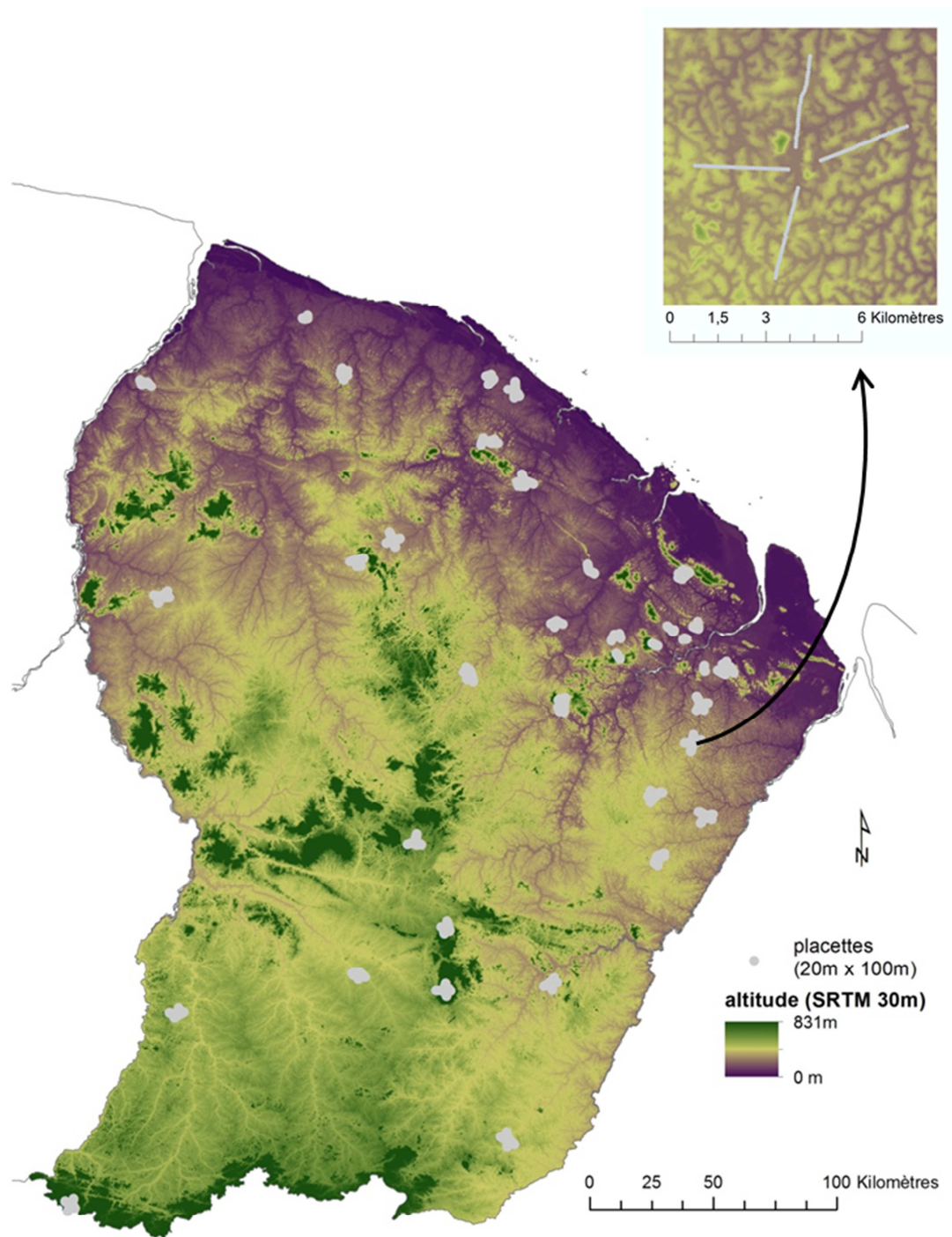


FIGURE 9 : DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE DE L'INVENTAIRE HABITATS EXPLOITE DANS LE CADRE DE LA THESE.

3132 placettes de 20m x 100m installées au long de 111 transects de 2,5 à 3 km sur 33 sites

II.2 Mesure de la diversité régionale à partir d'inventaires forestiers (Article 1)

Annexe B : Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, Molino JF, Baraloto C (2014). **Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty.** *Forest Ecology and Management* 328:270-281

Ce premier article préparatoire paru en 2014 évalue le potentiel des données d'inventaires forestiers pour aborder les questions de diversité dans un écosystème aussi diversifié que la forêt tropicale humide guyanaise. L'information taxonomique des inventaires forestiers relevée dans une nomenclature vernaculaire est confrontée à celle fournie par des déterminations botaniques précises à diverses échelles (placettes de 1ha et sites représentatif d'un paysage). Cette première analyse permet de confirmer que les données de composition fournies par les inventaires forestiers sont suffisamment précises pour fournir des mesures fiables dans certaines métriques (i.e. métrique de Simpson, diversité d'ordre 2). Une méthodologie est développée pour corriger l'information dans les autres métriques. Les inventaires forestiers sont en effet beaucoup plus performants pour les espèces abondantes (structurantes) que pour de nombreuses espèces rares ou pour des genres riches en espèces. Ces résultats sont illustrés par une première comparaison des valeurs de bêta et alpha diversité en fonction des grands types de paysages. Elle met en évidence une plus forte alpha-diversité dans les communautés forestières des massifs montagneux et à l'opposé, une plus grande bêta-diversité des formations de la plaine côtière et des reliefs multi-concaves du Sud.

II.3 Etude des patrons de bêta-diversité dans un cadre multi-échelle (Article 2)

Annexe C : Guitet S, Péliissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (2015) **Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest.** *Biodiversity and Conservation* 24:1215-1237

Ce deuxième article paru en 2015 analyse la structuration spatiale de la bêta-diversité guyanaise à partir du réseau d'inventaires forestiers emboîtés rassemblant 3132 placettes de 0.2 ha sur 33 sites répartis sur l'ensemble du territoire (inventaires HABITATS). Ce dispositif multi-scalaire permet de tester formellement et sans a priori l'hypothèse d'un contrôle de la diversité forestière par la géomorphologie tant aux échelles locales que régionales. En combinant des techniques d'ordination de types ANSC (Analyse Non-symétrique des Correspondances) avec des analyses spatiales (variogrammes) et des méthodes de partitionnement de variance (ANSC à variable instrumentale) des patrons de composition floristique sont mis en évidence à large échelle et expliqués par la variabilité des paysages géomorphologiques (i.e. formes de reliefs à l'échelle de grandes unités sub-régionales). La métrique de Simpson, mise en œuvre dans l'ANSC, donnant du poids aux espèces abondantes, elle s'avère particulièrement adaptée aux données des inventaires forestiers et à la mise en évidence des variations de compositions dominantes. A l'échelle locale, la topographie démontre aussi une forte influence par l'opposition des forêts en positions basses (bas-fonds et bas de versant) avec celles des positions hautes (sommets, haut de versant) – généralisant ainsi un effet déjà démontré sur plusieurs sites d'étude locale. Une fraction importante de la diversité spatialement organisée reste cependant non expliquée par les variables environnementales ce qui marque l'importance des processus purement spatiaux dans le turn-over spatial des espèces. Des premières pistes d'interprétation du pouvoir explicatif des paysages géomorphologiques sont proposées.

II.4 Synthèse du chapitre

Le schéma général de décomposition spatiale de la variance qui a été statistiquement développé au cours des dix dernières années [68,75,127] a été appliqué ici à un jeu de données original et représentatif permettant d'avoir aujourd'hui une vision plus précise de la bêta-diversité des communautés forestières guyanaises et de sa distribution spatiale. Trois conclusions importantes peuvent en être tirées à ce stade.

Premièrement, la part de bêta-diversité (définie ici comme la variance inter-placettes), bien que très significative, est largement inférieure à l'alpha-diversité (variance intra-placette) ce qui signifie qu'**un faible nombre de placettes (100 à 200) échantillonnant bien la variabilité spatiale et environnementale est théoriquement suffisant pour capter la plus grande partie de la diversité totale**. Ce résultat est robuste selon les métriques de Simpson qui donne un poids plus important aux espèces fréquentes (qui sont aussi les espèces les mieux déterminées par les forestiers et, plus largement, les moins coûteuses à déterminer dans des inventaires botaniques). Il doit être considéré avec plus de précaution dans les autres métriques (Shannon ou Richesse) compte-tenu d'une moindre fiabilité des inventaires forestiers à ces ordres, même si des résultats similaires et significatifs ont aussi pu être obtenus dans ces métriques (tableau 4). Par ailleurs notre échantillonnage n'intègre pas les tiges de moins de 20cm de diamètre alors que près de 680 espèces du sous-bois dépassent rarement cette taille [43]. Cependant, une étude effectuée à l'échelle amazonienne [56] tend à démontrer que la prise en compte des espèces rares ne change pas fondamentalement les patrons perçu par les analyses de diversité.

TABLEAU 4: RESULTATS DES TESTS DE DECOMPOSITION DE LA VARIANCE AUX DIFFERENTES METRIQUES DE DIVERSITE

Mètriques		Richesse		Shannon		Simpson	
Fractions	ddl	Variance	F-value	Variance	F-value	Variance	F-value
<i>Total</i>		221		4.09		0.965	
<i>paysage</i>	9	0.601	4.11***	0.0326	6.14***	0.00913	6.46***
↳ <i>layon</i>	107	1.74	4.41***	0.0632	6.08***	0.0168	6.31***
↳ <i>topographie</i>	440	1.62	1.38***	0.0427	1.56***	0.0109	1.63***
↳ <i>plot</i>	2575	6.88	7.59***	0.16	9.77***	0.0392	10.2***
↳ <i>intraplot</i>	597395	210		3.79		0.889	

La significativité de chaque fraction est testée à l'aide de tests pseudo-f (type Anova) calculés à partir de 999 randomisations emboîtées respectant les différents compartiments définis par les facteurs étudiés (e.g. randomisation de la position topographique entre placettes d'un même layon)

Deuxièmement, la composition floristique des forêts présente une organisation spatiale très marquée à large échelle et peu structurée à l'échelle locale (Figure 10).

Les distributions spatiales d'un nombre important d'espèces ou groupe d'espèces peuvent donc être assez efficacement modélisées à moyenne résolution (i.e. dizaine de kilomètre) mais ces modèles sont difficilement améliorables à haute résolution (i.e. <1km). Des modèles spatiaux d'interpolation faisant intervenir les seules positions géographiques (latitude, longitude) sont déjà facilement développables à partir de nos données (ex figures 11). Si les paysages géomorphologiques fournissent un bon indicateur des grandes variations de composition à l'échelle régionale, ils sont cependant insuffisants pour expliquer la totalité des phénomènes d'autocorrélation (voir Figure 6 dans le deuxième article) et leur influence ne s'exerce que sur une partie du cortège floristique (i.e. les abondances de plus de 120 essences qui comptent pour 45% des individus ne sont pas influencées par ce facteur). Nos résultats fournissent cependant des pistes pour l'élaboration de modèles de distribution des principales espèces d'arbres forestiers guyanais : travail d'importance qui n'est pas traité ici mais pourrait faire l'objet d'un développement ultérieur par la prise en compte des différentes variables géomorphologiques dans des modèles de type MaxEnt [128] ou par le développement de modèles mixtes intégrant effets spatiaux et effets environnementaux (voir une application au chapitre IV-2 – annexe G).

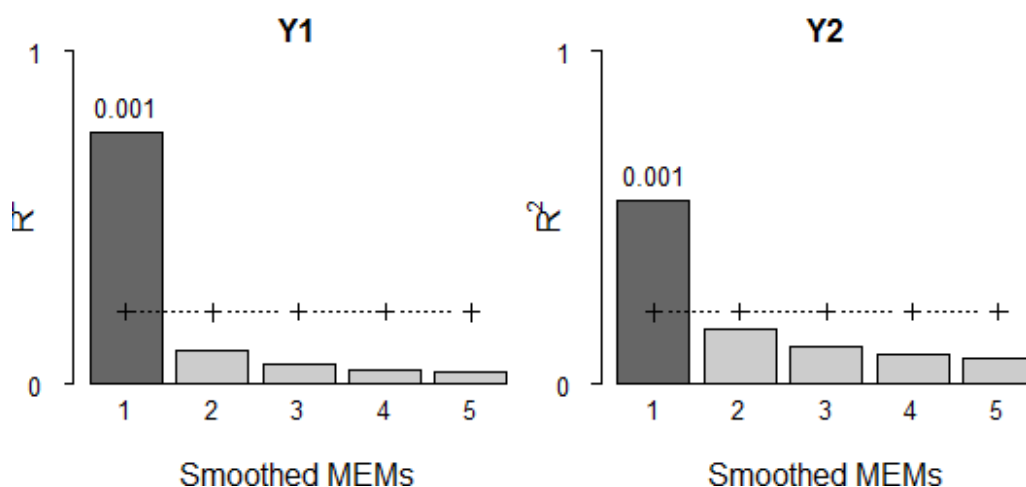


FIGURE 10 : FORTE STRUCTURATION DE LA DIVERSITE A LARGE ECHELLE ET ABSENCE D'ORGANISATION NETTE AUX ECHELLES INFERIEURES DEMONTREES PAR SCALOGRAMMES SELON LES METHODES PROPOSEES PAR [68].

Les scalogrammes testent la corrélation entre les coordonnées des placettes sur les axes de l'ANSC (ici 2 premiers axes de l'ANSC au rang des espèces et groupes d'espèces) et leurs coordonnées sur des matrices de voisinage composées par des vecteurs de Moran (MEM) rassemblés par échelle (de 1 la plus large - >10km - à 5 la plus locale - <200m)

Par ailleurs, si la diversité spécifique totale peut être efficacement décrite par un faible nombre de placettes, la représentation de la diversité des communautés et de leur assemblage spécifique nécessite quant à elle une bonne répartition géographique. Une stratégie de conservation des espèces d'arbres basée sur un

réseau de petits massifs géographiquement bien répartis (de type « several small » à l'opposé du « single large » [129]) semble donc la plus efficace d'un point de vue purement forestier.

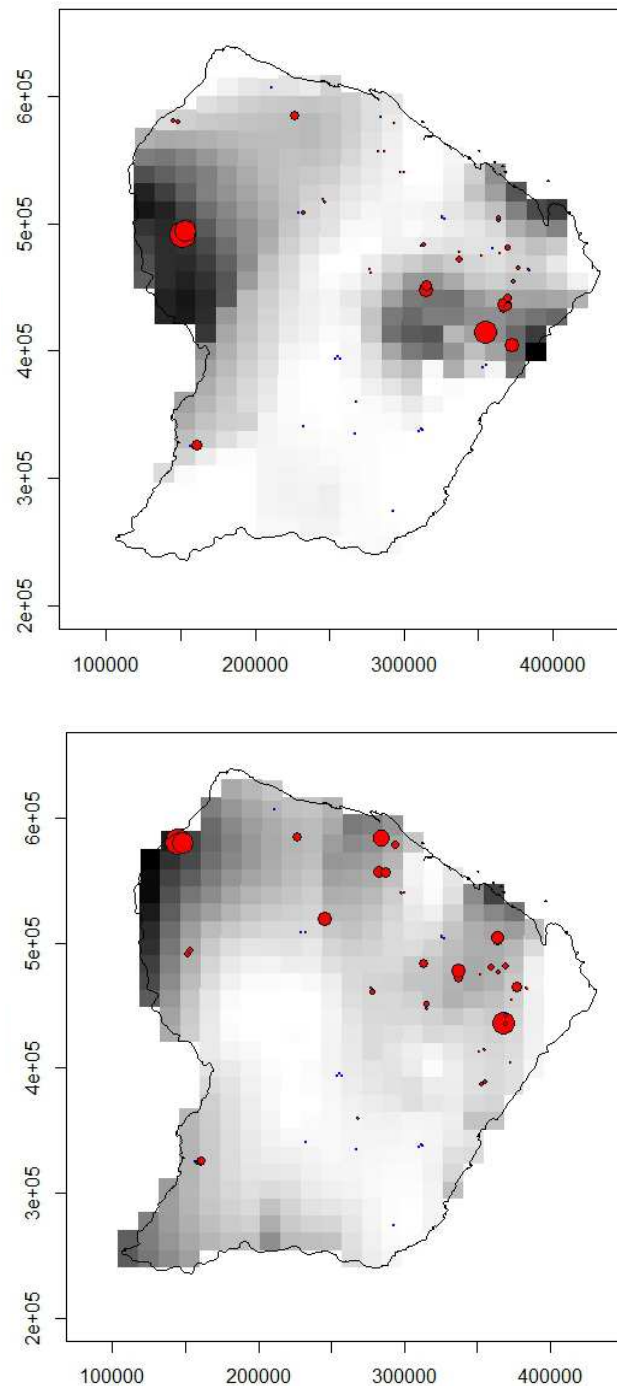


FIGURE 11 : MODELE DE DISTRIBUTION D'ABONDANCE POUR DEUX ESPECES D'ARBRES GUYANAIS UTILISANT UNE FONCTION LOESS DU SECOND DEGRE SELON LA METHODE PROPOSEE PAR [42] BASEE SUR LES POSITIONS GEOGRAPHIQUES A RESOLUTION DE 0,125° (ENVIRON 14KM)

En Haut le Wacapou (Vouacapoua americana) (span=0.35 - 78% de variance expliquée) – en bas le Wapa (Eperua falcata) (span=0.40 - 56% de variance expliquée).

Chapitre 3

III Déterminants et mécanismes

III.1 Introduction au chapitre

Quels sont les mécanismes à l'origine de ce déterminisme relatif de la diversité forestière par les paysages géomorphologiques ? La réponse à cette question n'est pas sans conséquences quant aux objectifs pratiques de gestion et de conservation. Les questionnements s'intéressant aux processus qui contrôlent la diversité des écosystèmes hyper-diversifiés tels que la forêt guyanaise, font aussi partie des thèmes centraux en écologie [79] et sont à l'origine de nombreux débats et développements théoriques.

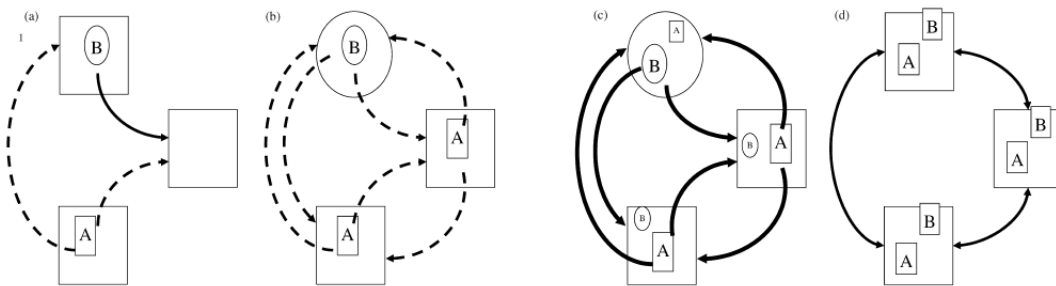


FIGURE 12 (TIRÉE DE [130]): REPRÉSENTATION DES QUATRE GRANDS PROCESSUS IMPLIQUÉS DANS LES MÉCANISMES DE DIVERSIFICATION DES ÉCOSYSTÈMES COMPLEXES

A et B correspondent à deux espèces en compétition - la taille du symbole figure la taille des populations - la forme des cadres indique l'adaptation de l'espèce au milieu (performance en termes de compétition) - les flèches indiquent la performance en terme de colonisation. A) processus de colonisation : l'espèce A bien que meilleure compétitrice est supplantée par l'espèce B meilleure colonisatrice - B) processus de niche : l'espèce A meilleure compétitrice s'installe sur un milieu favorisant ses performances - C) effet de masse : la proximité d'une forte population de l'espèce B facilite sa dispersion dans le milieu - d) effet neutre : les deux espèces ont les mêmes capacités de dispersion, d'installation et de survie dans le milieu et ne doivent leur présence qu'à l'effet du hasard.

Un schéma conceptuel introduisant la notion de méta-communauté proposé par Leibold et collègues [130] permet de résumer d'un point de vue théorique les différents mécanismes qui expliquent cette diversité (Figure 12). Ce schéma intègre les effets neutres de dispersion limitée théorisés par Hubbel [85], les effets de diversification des niches définis par Hutchinson [80], les effets de perturbation-colonisation introduits par Connell [83], les effets de masse ou effets source-puits proposés par Shmida et Wilson [131]. C'est sur ce cadre que s'appuient les trois hypothèses proposées pour expliquer l'influence des formes de reliefs sur la diversité qui sont développées ci-après.

III.1.a Hypothèses relatives à l'influence de la géomorphologie sur la diversité :

III.1.a.1 Les paysages géomorphologiques proxy des effets de filtre édaphiques ?

L'hypothèse la plus intuitive qui a amené certains écologues à supposer l'existence d'une relation entre géomorphologie et biodiversité (e.g. [132-135]), se rattache aux effets de niches (Figure 11b). Elle suppose que la forme des reliefs déterminent dans une large mesure l'organisation de la couverture pédologique [136], et que de fait la géomorphologie doit être appréciée comme un proxy efficace des effets de filtres édaphiques [137]. C'est ensuite en Afrique que les approches dites géomorpho-pédologiques visant à étudier les relations entre formes de reliefs et organisation des sols, ont été pour la première fois développées sur des milieux tropicaux [138] puis mises en relation avec les formations végétales observées (e.g. [139]).

Ces approches ont été largement reprises en Guyane, dans plusieurs études de cas effectuées dans la région de Sinnamary [88,111,140]. Ces études mettent essentiellement en avant l'influence structurante de quatre niveaux de cuirassement d'âge et de nature différentes : des cuirasses bauxitiques >10Ma entre 300 et 200m d'altitude relative; des cuirasses ferrugineuses de 5 à 10 Ma à 100m d'altitude relative ; des cuirasses ferrugineuses démantelées plus récentes à 50m d'altitude [141]. Ces cuirasses anciennes déterminent aujourd'hui différentes surfaces d'aplanissement correspondant à des types de modelés (reliefs tabulaires plus ou moins massifs, reliefs résiduels sous forme de collines plus ou moins hautes, etc) ainsi que des séquences de sols caractéristiques en fonction des positions sur les topo-séquences : sols superficiels et cuirassés sur les sommets tabulaires, sols profonds sur les versants peu accusés, sols amincis sur les versants accentués sujet à l'érosion, etc. Ces variations de profondeur des sols conditionnent la structure forestière [88]. L'apparition de la saprolite en surface sur les versants les plus érodés modifie localement le cortège floristique en place [88]. En dehors de ces reliefs résiduels protégés par les cuirasses, sur les collines les plus rabaissées, c'est principalement la pente, l'exposition et la position topographique qui détermine la variabilité des sols et de leur fonctionnement hydrique [142]. Les pentes douces présentent un drainage libre et profond alors que sur les versants les plus abrupts modelés par l'érosion régressive le drainage devient superficiel. A l'opposé sur les sommets totalement aplatis le drainage se dégrade également avec des phénomènes d'hydromorphie de surface (accentué parfois par la présence d'une cuirasse à faible profondeur). L'enfoncement local du réseau hydrographique qui est le moteur de l'érosion transforme peu à peu la couverture pédologique et l'équilibre entre ces différents types de drainage [143]. L'élévation maximale du modelé constituerait alors un indicateur efficace des différents stades d'érosion, d'évolution de la couverture pédologique et de la qualité du drainage qui exerce une influence

significative sur la composition floristique des forêts guyanaises [102]. La forme et l'amplitude des reliefs seraient des indicateurs de sols en place. C'est donc un effet de filtre édaphique que la géomorphologie exprimerait indirectement sur la composition floristique.

III.1.a.2 Les paysages géomorphologiques marqueurs du turn-over forestier ?

Outre sa relation avec les propriétés des sols en place, la géomorphologie peut aussi être le marqueur d'une dynamique générale de l'écosystème qui contrôlerait la composition des communautés d'arbres forestiers en influençant les régimes de perturbations sur le court terme et les rythmes de spéciation sur le long terme. Cette hypothèse d'un « contrôle géomorphique » de la dynamique forestière a été proposée par Hammond [144] qui décrit deux types de systèmes opposés (Figure 13).

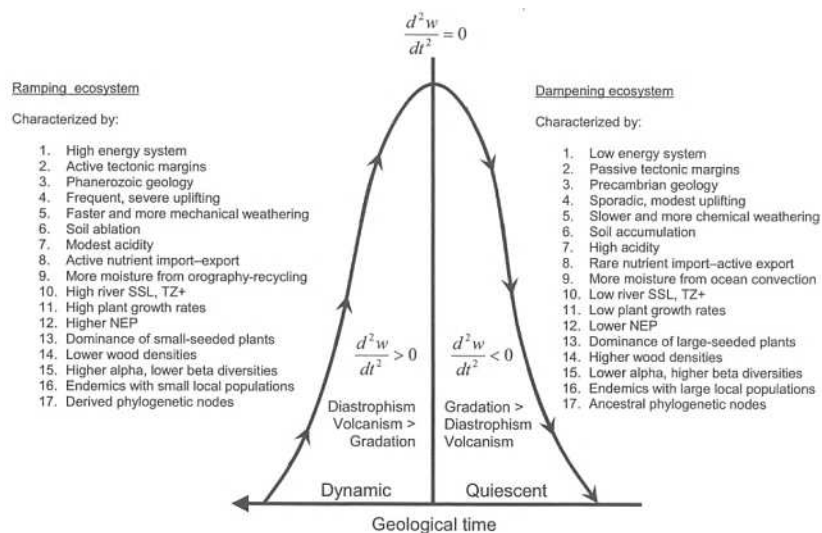


FIGURE 13 (TIRÉE DE [144]): SCHEMA REPRESENTATIF DES DIVERGENCES DE DYNAMIQUE ENTRE LES ECOSYSTEMES AMORTIS (DAMPENING SYSTEM) ET ECOSYSTEMES AGRESSIFS (RAMPING SYSTEM) ET LEUR PRINCIPALES CARACTERISTIQUES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES

Les systèmes amortis ou « dampening systems » correspondent aux contextes géomorphologiques stables. Les forces morphogénétiques, dynamiques érosives et mouvements tectoniques, sont faibles. Sous un climat tropical humide, cette stabilité implique le développement de reliefs émoussés, peu incisés, couverts de sols vieillissants et approfondis par l'altération qui est favorisée par l'humidité et la chaleur permanente. Ces conditions favoriseraient l'établissement d'un certain équilibre entre sol et végétation et une évolution graduelle de la dynamique forestière vers des cycles longs favorables aux espèces de fins de succession à forte densité de bois et aux graines lourdes. Les populations de ces espèces pourraient alors peu à peu s'imposer au-delà de leur niche habituelle et saturer les communautés par des effets de masse (Figure 11c). Dans le cas opposé, les systèmes agressifs « ramping systems » correspondent à une morphogénèse énergétique provoquée par

d'importantes transformations géologiques (diastrophisme), une baisse importante du niveau marin ou tout autre évènement favorisant une érosion active. Les formes du relief sont alors profondément entaillées, incisées, et les sols fortement rajeunis par ablation des horizons superficiels ou par la mise en place de substrats jeunes. Ces modifications rapides de l'écosystème imposent à la végétation forestière de fortes perturbations favorables aux espèces colonisatrices à croissance rapide et à graines légères (Figure 11a) et une accélération du turn-over au détriment des stades sylvigénétiques les plus matures. Dans le même temps, ces modifications profondes de l'environnement peuvent être un puissant moteur de divergence entre sous-population et d'évolution des espèces forcées de s'adapter à de nouvelles niches.

Ces deux pôles théoriques décrivent particulièrement bien l'opposition entre les jeunes forêts amazoniennes du piedmont andin et les vieilles forêts du bouclier précambrien des Guyanes[50]. Entre ces deux extrêmes et au-delà de cette vision à l'échelle continentale, des états de transition peuvent théoriquement se rencontrer en fonction de l'intensité des dynamiques d'érosion (pôle ramping) ou d'altération chimique (pôle dampening). La géomorphologie, résultante de la dynamique morphogénétique récente exercerait donc un effet direct sur la dynamique sylvigénétique et sur la dynamique génétique et phylogénétique des taxa qui composent les communautés forestières.

III.1.a.3 Les paysages géomorphologiques intégrateurs de l'histoire de la dispersion ?

Une dernière hypothèse peut aussi être avancée au regard des mécanismes en jeu au sein des méta-communautés. Les paysages géomorphologiques seraient les indicateurs de trajectoires environnementales locales et d'une histoire écologique partagée avec les communautés ; histoire ayant peu à peu façonné les reliefs comme elle a façonné les forêts d'aujourd'hui sous l'effet des mécanismes de dispersion limitée (Figure 11d).

En effet, les processus à l'origine de la morphogénèse, tels les modifications du niveau des océans, les évènements tectoniques majeurs, les changements climatiques globaux et régionaux [145,146] sont aussi des facteurs biogéographiques importants impliqués dans la dispersion des espèces[147]. Au cours des transgressions marines majeures du pré-Pléistocène, la montée du niveau océanique comprise entre 100 et 150m a effectivement isolé les nombreux massifs du Nord Guyanais [148], formant un archipel favorable à une spéciation allopatrique [20] et à un enrichissement floristique du Nord de la Guyane au cours de la mise en contact des nouvelles populations lors de la régression marine qui lui a succédé. Les plus récentes régressions marines à l'origine de la plaine côtière guyanaise actuelle délimitent quant à elle un milieu qui n'a pu être que très récemment

colonisé par la forêt tropicale humide sur des sols foncièrement différents de ceux couvrant le reste du massif, ce qui a probablement limité la diversité du cortège floristique colonisateur. Enfin, les phases climatiques les plus sèches induites par les changements globaux du Tertiaire (à l'origine des différentes surfaces cuirassées décrites précédemment) et celles relatives aux oscillations climatiques du Quaternaire ont aussi été à l'origine d'une dégradation voire d'une fragmentation du couvert forestier remplacé par la savane dans certaines régions, ce qui a fortement modifié les conditions de dispersion des espèces forestières [149,150]. Des traces évidentes de ces changements de végétation au cours du dernier maximum glaciaire ont été relevées en Afrique et en Amazonie Centrale [151,152] mais il est fort probable que seule une partie de la Guyane ait réellement subi une telle dégradation forestière. Le Nord du territoire semble en effet avoir été épargné, aucun indice net de « savanisation » marquée des paysages n'ayant été jusqu'à présent détecté dans les analyses de δC_{13} de la matière organique du sol ou les analyses polliniques [153]. Le passage d'une forêt tropicale humide dense vers une forêt claire parsemée de savane n'est évidemment pas sans conséquence sur la dispersion des espèces mais aussi sur la dynamique érosive (plus rapide en l'absence du manteau forestier protecteur [154]) et sur l'évolution des sols (remontée de nappe, ralentissement de l'altération, etc...).

III.1.b Faire la part des effets de niche

Les différents mécanismes avancés pour expliquer le déterminisme de la diversité forestière par les paysages géomorphologique sont résumés dans la figure 14 ci-dessous. La distinction entre effets de niches et autres mécanismes n'est pas sans conséquence pour une gestion forestière durable qui cherche à « *imiter la nature et hâter son œuvre* » (selon la célèbre maxime du forestier français Parade, 1802-1864). Les effets de niche supposent un équilibre effectif entre les forêts en place et leur environnement actuel alors que les autres effets impliquent un déséquilibre dynamique entre forêt et couverture pédologique et une plus grande influence de l'héritage (environnemental, floristique, écologique). Dans le premier cas, l'adaptation de la forêt à son environnement implique qu'un retour à un état « d'équilibre » (résilience) est possible après perturbation, notamment après exploitation. En termes de conservation, cela implique par ailleurs que la diversité spécifique et écosystémique peut être appréhendée à travers la variabilité du milieu et efficacement préserver en s'appuyant sur un réseau assis sur un échantillon représentatif de cette variabilité. C'est la vision actuelle adoptée par les gestionnaires forestiers guyanais pour leurs aménagements [155]. Dans le deuxième cas, l'écosystème forestier s'appréhende comme un système en constante adaptation, essentiellement contrôlé par des événements stochastiques. La dynamique temporelle et les phénomènes de dépendance spatiale liés à la dispersion limitée occupent un rôle beaucoup plus important dans l'évolution de la

diversité forestière. Dans ce cadre, l'exploitation peut alors être vue comme un déséquilibre supplémentaire qui vient accélérer ou modifier la dynamique d'un écosystème par nature instable. Le maintien d'une continuité spatio-temporelle entre les espaces de conservation, indispensable à la pleine expression de la dynamique apparaît alors comme primordial pour assurer la conservation des espèces et des écosystèmes.

Les articles suivant (Annexes D et E) visent à faire la distinction entre mécanismes de niche (principalement effet du filtre édaphique) et autres mécanismes. Ils sont complétés par une approche des interactions sol-climat dans la partie conclusive qui les prolonge.

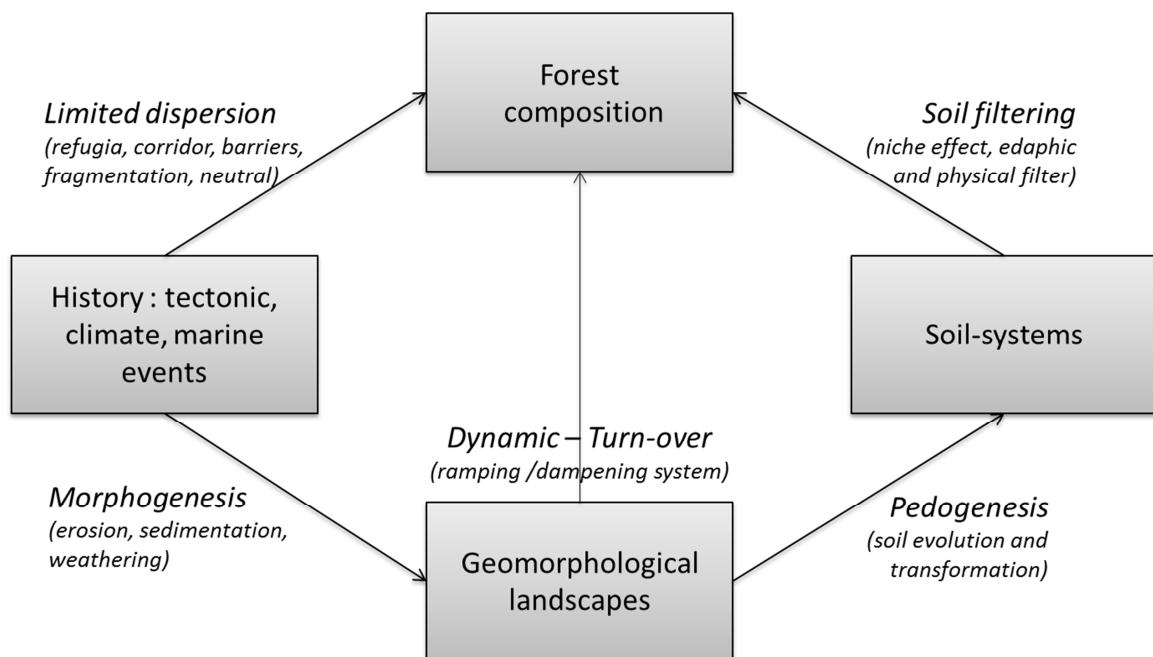


FIGURE 14 : SCHEMA DES RELATIONS SUPPOSEES ENTRE PAYSAGES GEOMORPHOLOGIQUES ET DIVERSITE FORESTIERE DANS LE CONTEXTE GUYANAIS.

III.2 Test des effets de niche liés au filtre édaphique (Article3)

Annexe D : Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pelissier R, Sabatier D, Couteron P (in prep). **Geomorphic control on rainforest floristic composition: more than a soil filtering effect?** Article en cours de soumission à *Journal of Tropical Ecology*

Dans ce troisième article en cours de soumission je m'appuie sur la collecte de plus de 400 profils de sols réalisés sur un sous-échantillon de placettes d'inventaires forestiers pour étudier directement les relations sol-végétation et distinguer la part d'effet sol contenu dans l'effet des paysages géomorphologiques sur la diversité forestière. Après avoir groupés les profils à l'aide d'une analyse par Classification Ascendante Hiérarchique, les différents types de sols sont caractérisés grâce à des analyses en laboratoire. Leur comparaison avec des fosses de référence sur la base de leurs principales propriétés physico-chimiques permet de les classer selon la nomenclature de la World Reference Base (WRB). Les observations de terrain permettent de diagnostiquer la qualité du drainage pointé comme un facteur important vis-à-vis de la composition forestière. En introduisant ces deux variables de caractérisation des sols (WRB et drainage) dans le même modèle statistique de décomposition de la variance que celui précédemment utilisé dans le deuxième article, on démontre que le filtre édaphique a un effet significatif sur la diversité forestière mais n'est que partiellement redondant avec l'effet paysage.

Si la distribution des sols se révèle très dépendante des types de paysages géomorphologiques, les courts gradients observés sont au final insuffisants pour expliquer la majeure partie des effets des paysages sur la composition floristique.

III.3 Modéliser la distribution des sols par la géomorphologie (Article 4)

Annexe E : Guitet S, Freycon V, Ferry B, Brunaux O, Sabatier D, Couteron P (in prep). **Using geomorphological descriptors at the regional scale improves precision of soil distribution models under tropical rainforest.** Revue visée *Geoderma*

Dans ce quatrième article en cours de préparation j'utilise les mêmes données qu'à l'article précédent pour étudier précisément la distribution des types de sols en fonction des variables géomorphologiques afin de mieux comprendre les relations entre sol et formes du relief à différentes échelles. J'utilise pour cela des modèles statistiques robustes de type Forêt Aléatoires et Arbres Conditionnels capables de représenter des interactions complexes et non linéaires. La distribution des sols se révèle très organisée spatialement. Les variations pédologiques répondent en premier lieu aux types de paysages géomorphologiques et en second lieu au dénivelé local (élévation relative au niveau de base régional). Cette analyse met en évidence trois grandes unités de sol qui répondent aux descriptions de systèmes-sol précédemment décrits en Guyane et en Amazonie. Comparée aux modèles globaux tels que le SoilGrid1km notre approche révèle l'importance de l'introduction de variables géomorphologiques régionales pour améliorer les modèles prédictifs de sol. Elle aboutit à la réalisation d'un modèle de sol probabiliste et à une première carte des stocks de carbone organique des sols guyanais qui fournit une estimation de la teneur moyenne deux fois inférieure à celle prédite par le SoilGrid1km.

III.4 Synthèse du chapitre

III.4.a Un effet niche limité par des gradients environnementaux courts

La modélisation de la distribution spatiale des types de sols, définis selon la classification WRB (**voir III- 3**), montre qu'une forte dépendance existe entre l'organisation de la couverture pédologique et les paysages géomorphologiques. La même constatation peut être faite si l'on s'intéresse aux classes de drainage suivant la nomenclature de Boulet [102] : les sols à drainages profonds (DVL) ou ralentis (Alt) sont ultra-dominants sur les plateaux et montagnes et limités aux seules positions hautes dans les autres paysages (i.e. dénivelé régional >15m - modèles réalisés mais non présenté dans ce document). Malgré cela, le filtre édaphique n'explique qu'une fraction minoritaire de l'effet paysage.

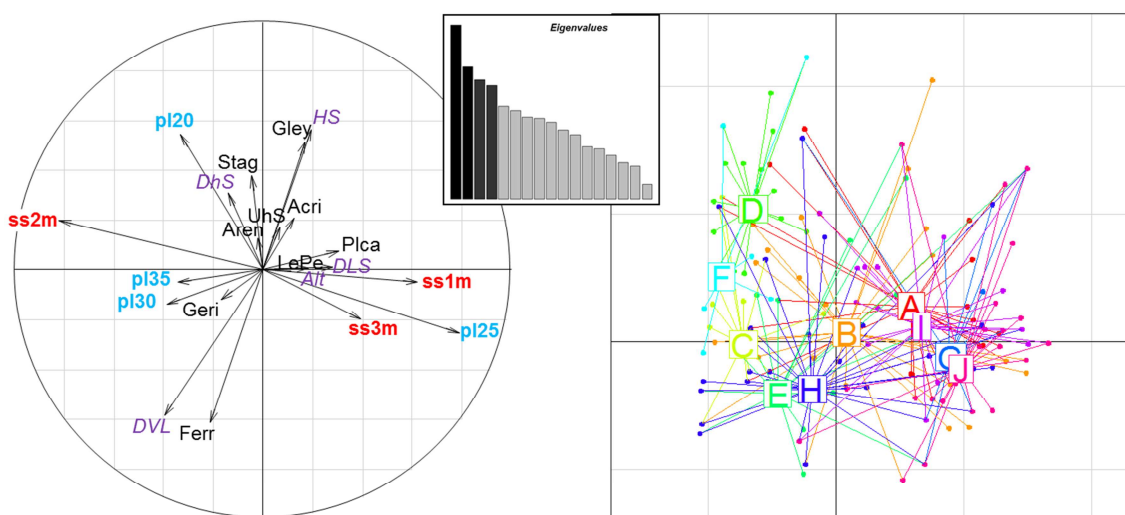


FIGURE 15 : ANALYSE DES COMPOSANTES PRINCIPALES SUR LES FACTEURS PEDOLOGIQUES ET CLIMATIQUES

Classes WRB en noir et type de drainage en violet (voir annexe D pour le détail des codes). Classes de pluviométrie en bleu (ex : pl20 = 2000mm.an-1) et durée de saison sèche en rouge (ex : SS3m = 3 mois). L'histogramme des valeurs propres (au centre) sans axe très dominant montre que les variables sont assez peu corrélées entre elles. Le cercle des corrélations (à gauche) vérifie que les corrélations entre variables climatiques et pédologiques sont très limitées alors que des colinéarités sont évidentes entre certaines variables de même nature (e.g. DVL et Ferr, pl25 et ss3m). La projection des groupes de placettes par type de paysages sur les deux premiers axes (à droite) montre la forte variabilité des situations pédoclimatiques au sein de même paysage excepté pour les types D, F et C.

Les effets de niches ne se résument cependant pas au simple filtre édaphique. Les conditions climatiques et leur interaction avec les sols sont eux aussi susceptibles d'influencer la diversité floristique en diversifiant les pédoclimats locaux (niche

stationnelle). De fait, facteurs climatiques et pédologiques apparaissent relativement peu corrélés dans notre jeu de données (Figure 15). L'introduction des facteurs *pluviométrie annuelle* (Météo-France) et *durée de saison sèche* (données TRMM [156]) dans les tests de partitionnement de variance, tels que ceux présentés dans le premier article de ce chapitre, modifient en effet quelques peu les résultats obtenus. Le climat participe pour une part beaucoup plus importante à l'effet paysage (pour $\frac{1}{3}$ environ) mais une fraction majoritaire de celui-ci reste cependant totalement orthogonale aux facteurs climatiques et pédologiques (Figure 16). Par conséquent, le mécanisme de niche bien que significatif et fortement lié aux paysages géomorphologiques n'apparaît pas comme le mécanisme principal. Il est certes possible que la variabilité de certains paramètres physico-chimiques importants soit incomplètement prise en compte par notre classification des sols (e.g. ECEC, Phosphore, Aluminium) ou que les variables climatiques soient trop imprécises compte-tenu du faible nombre de stations de suivi actives en Guyane. Cependant compte-tenu des courts gradients pédologiques observés (en termes de fertilité chimique et de toxicité) et de la relative homogénéité du climat guyanais actuel (franchement dans le domaine équatorial), il est peu probable que ces limites techniques soient réellement impactantes.

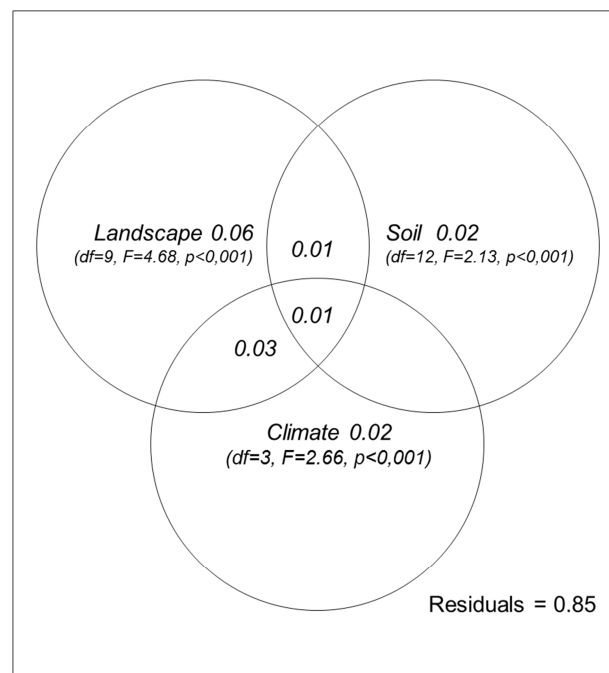


FIGURE 16 : PARTITIONNEMENT DE LA VARIANCE DE LA TABLE D'ABONDANCE DES ESPECES, TRANSFORMEE EN METRIQUE SIMPSON, EN FONCTION DES TYPES DE PAYSAGE, DE LA QUALITE DES SOLS ET DU CLIMAT.

Les fractions indiquées sont ici basées sur des R^2 ajustés – les résultats des tests de permutations ($n=200$) sont indiqués entre parenthèse pour les principales fractions. Les effets sols incluent type de drainage et classe WRB. Les effets climatiques incluent pluviométrie annuelle et durée de saison sèche.

III.4.b Une lecture dynamique des paysages géomorphologiques

Au-delà de la simple caractérisation des conditions écologiques, l'analyse des sols et de leur distribution spatiale fournit aussi de précieux enseignements sur l'histoire environnementale Quaternaire des différentes régions guyanaises. Les trois grandes unités de sol qui se dégagent du modèle développé dans le quatrième article renforcent l'idée d'une influence directe de la dynamique géomorphique sur la diversité des forêts (figure 17 – méthode détaillée en III-3). En effet, les associations de sol auxquelles elles renvoient, indiquent pour deux d'entre eux des systèmes en cours de transformation et pour le troisième, un système très stable. Elles vont aussi dans le sens d'une forte valeur indicatrice des paysages géomorphologiques vis-à-vis de l'histoire de la dispersion des espèces au cours des dernières périodes géologiques.

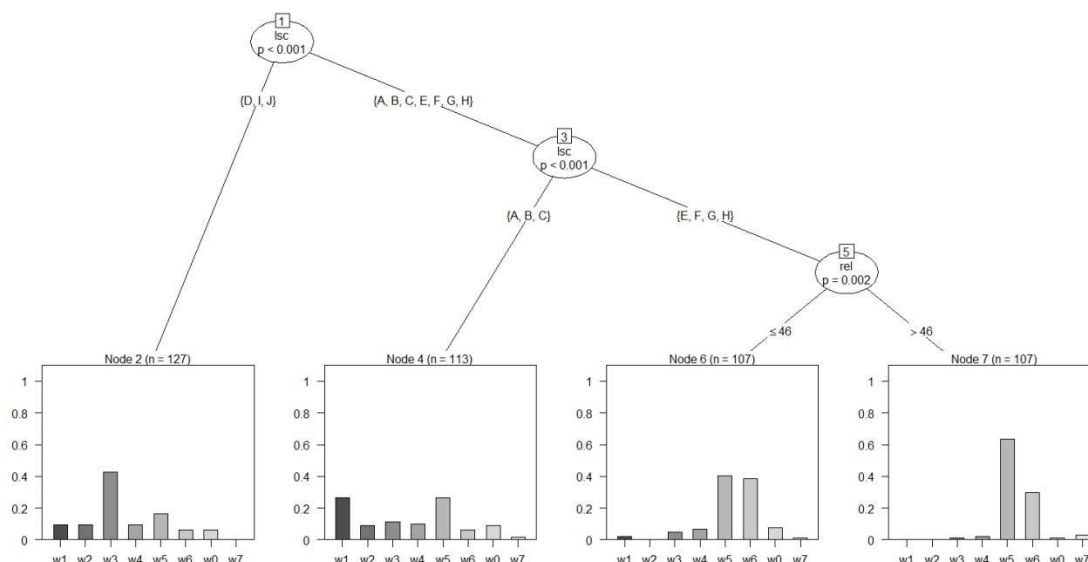


FIGURE 17 : REPRESENTATION SIMPLIFIEE DU MODELE DE DISTRIBUTION DES TYPES DE SOLS WRB

Modèle de type « Arbre Conditionnel » développé dans le chapitre III-3. Le type de paysages géomorphologiques (notée LSC) est la variable la plus importante qui intervient aux premiers nœuds du modèle et détermine 3 grands types d'unités de sol caractérisés par différents types de sols dominants (W3 = Acrisols, W1= Plinthosols/Cambisols, W5= Haplic Ferralsols, W6= Geric Ferralsol Clayic – voir annexe D pour les autres codes et descriptions).

III.4.b.1 Le « Dampening system » des plateaux du Sud et de l'Est

La très grande dominance de Ferralsols profonds ainsi que la présence de Geric Ferralsols sur les plateaux et reliefs montagneux (branche EFGH sur la Figure 17), témoigne d'une très grande stabilité des processus pédogénétiques sur le temps long. En effet l'altération des granites sous climat tropical humide reste relativement lente [146,157]. D'après les analyses de demi-vie des éléments radioactifs contenu dans ces types de sols, on estime qu'ils s'approfondissent de 10 à 20m/Ma [158]. Le

développement de ces sols très épais nécessite donc plusieurs centaines de milliers d'années d'un climat très favorable à l'altération combiné à une faible érosion de surface. Il est donc très probable que ces régions aient conservé un couvert de forêt tropicale humide au cours du récent Pléistocène. On retrouve ici les conditions d'un « dampening system » [144] très ancien.

III.4.b.2 Le « Ramping system » du Nord-Ouest

A l'opposé, l'étagement des Plinthosols(w1)-Ferralsols(w5)-Acrisols(w3) décrit par nos modèles dans les paysages de plaines, de vallées et les reliefs multiconvexes irréguliers (noté A, C et B sur la figure 16) n'est pas sans rappeler la séquence décrite par Boulet dans la région de Sinnamary [143] résultant d'un système transformant lié à un déséquilibre tectonique. L'organisation de ce système-sol a été expliqué par un enfoncement du réseau hydrographique [159] consécutif à des mouvements de surrection datant du Quaternaire récent [160]. Ces soulèvements ont été mis en évidence par de multiples indices le long de la côte guyanaise (entre Kourou et St Laurent) et le long du bassin du Maroni. La surrection s'explique par un enfoncement du plateau continental au large de la Guyane sous le poids des sédiments Amazoniens [161] et par le bombement consécutive du socle Guyanais ayant entraîné un mouvement vertical positif de près 40m en 330 000 ans [160]. C'est donc un « ramping system » contrôlé par une reprise de l'érosion de surface qui serait en place sur l'Ouest et le Nord du département et qui découperait les paysages multiconvexes dominants à l'arrière des plaines et vallées côtières depuis Apatou jusqu'à Cayenne [126].

III.4.b.3 Les plaines du Sud : témoins des changements climatiques de l'Holocène ?

Sur les paysages multi-concaves du Sud guyanais et les reliefs multiconvexes les plus réguliers du Nord-Ouest (noté D, I, J sur la figure 17), la dominance des Acrisols (w3 et w4) ne rappelle aucun système-sol précédemment décrit en Guyane. Pour mieux comprendre ces types de paysage j'ai réalisé une étude approfondie d'une toposéquence sur le site de la plaine centrale de la Waki, (dans un paysage multi-concave) après l'ouverture de quatre fosses pédologiques (figure 18). Ce travail de terrain complémentaire m'a permis de réunir plusieurs éléments concordants qui suggèrent l'existence d'un autre type de système transformant, contrôlé par des modifications climatiques et des changements récents de la dynamique de l'eau dans les sols. Les éléments complets de description sont fournis dans le compte-rendu réalisé pour le compte du Parc Amazonien en annexe F.

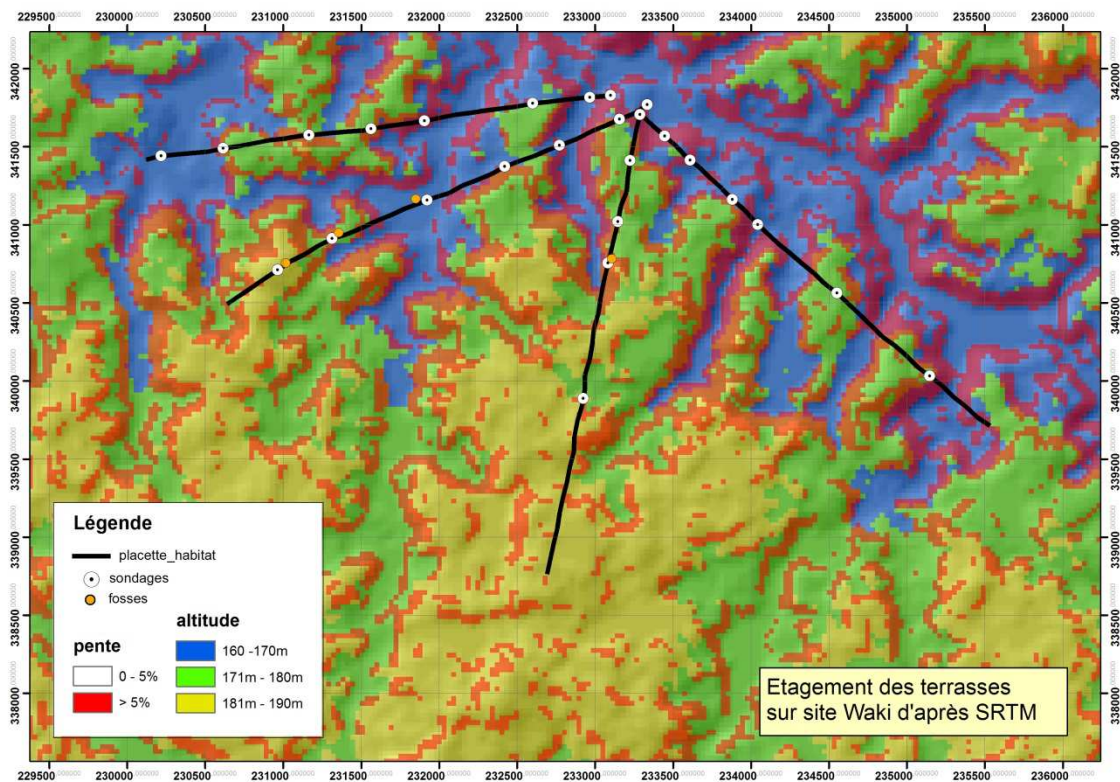


FIGURE 18 : POSITIONNEMENT DES FOSSES PEDOLOGIQUES OUVERTES SUR LE SITE DE LA WAKI LE LONG D'UNE TOPO SEQUENCE.

Plusieurs indices témoignent en effet de modifications récentes du climat local et des conditions de drainage dans cette région :

- Élément le plus marquant, on détecte au sein d'un des profils, à 50cm de profondeur, de la matière organique issue de plantes en C4 signalant une ancienne ouverture du couvert forestier ayant permis le développement d'une végétation graminée au cours de l'Holocène (Figure 19);
- Deuxième indice, la présence d'une stone-line autochtone à faible profondeur, (avec un niveau à nodules ferrugineux dans les parties supérieures des modelés qui se différencie en un niveau à quartz dans les parties inférieures des modelés) témoigne d'après Lucas et collègues [162] de la progression d'un front d'érosion-dissolution réactivé par un pédo-climat actuel plus humide ;
- Troisième élément, l'étagement des reliefs selon trois terrasses superposées de 10m de dénivelé environ supporte l'hypothèse d'une réactivation cyclique de l'érosion qui pourrait être liée aux effets des changements climatiques et des mouvements tectoniques, sur des sols globalement très sableux et sensibles à l'érosion de surface (Figure 18) ;
- Dernier indice, la présence de djougoung-pété (voir annexe F) sur la terrasse supérieure à la surface d'un Ferralsol (loamic), habituellement profond et

bien drainé, témoigne d'un système de transformation amont aujourd'hui désactivé marqueur d'une modification ancienne des conditions de drainages.

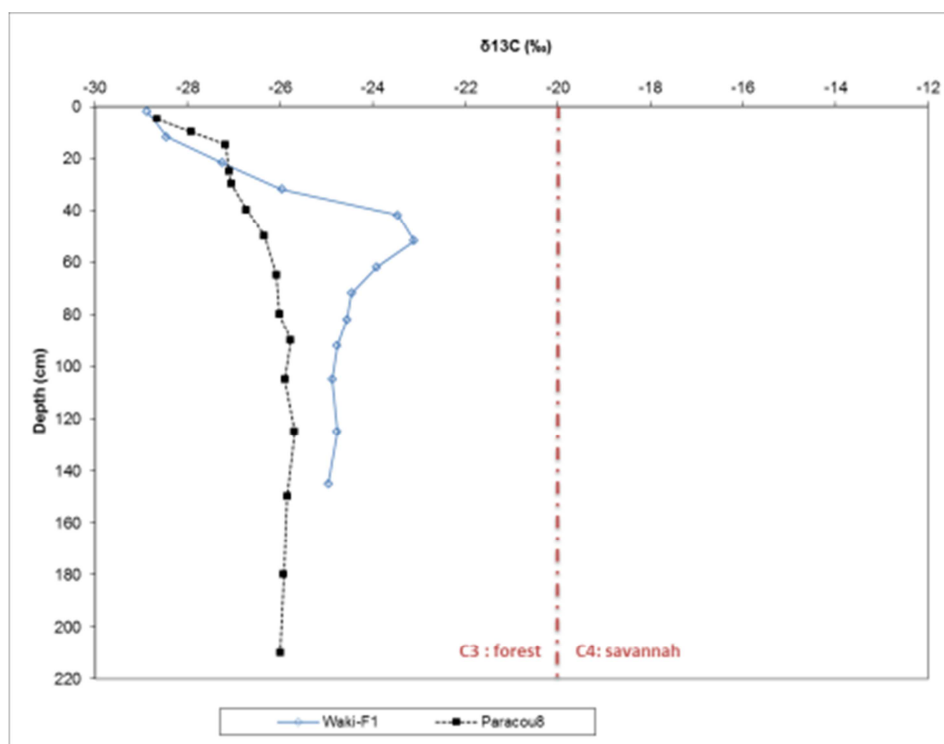


FIGURE 19 : EVOLUTION DU RAPPORT ISOTOPIQUE DU C_{13} SUR LE PROFIL F1 DE LA WAKI ET COMPARAISON AVEC LE PROFIL DE PARACOU (TYPIQUE D'UN COUVERT FORESTIER PERMANENT).

Tous ces éléments font écho à un autre type de système transformant décrit par Fritsch et collègues sur des bas plateaux de la plaine centrale Amazonienne sur sédiment Tertiaire [163]. Ce système associe comme ici Acrisols-Plinthosols-Gleyic Acrisols et Gleysols. La formation de Plinthosols hérités des Acrisols y est expliquée par des phénomènes de modification du niveau de la nappe dans les sols en lien avec les changements climatiques du dernier maximum glaciaire ayant entraîné un remplacement de la végétation forestière par la savane. L'alternance de phases humides (favorables à la mobilisation des oxydes de Fer) et de phases sèches (favorables à leur précipitation et concentration) a permis la formation des plinthites dans les horizons sub-superficiels transformant les Acrisols (en haut de modelé) en Plinthosols (sur les versants peu accusés). En bas de versant, la plinthite est actuellement redissoute du fait du climat plus humide et les Plinthosols se transforment en Gleysols. Dans le cas présent, les modifications de niveau de nappe pourraient être relié au léger mouvement tectonique de surrection du socle guyanais mis en évidence par Palvadeau [160], qui a pu accentué les effets des changements climatiques du début de l'Holocène par ailleurs particulièrement marqués dans le Sud de la Guyane [164].

Ce cas d'étude illustre particulièrement bien la valeur indicatrice des paysages géomorphologiques en tant qu'intégrateurs des événements influant sur la dispersion des espèces forestières. Dans le cas présent, le remplacement de la forêt tropicale humide par une formation sèche et ouverte a non seulement impacté la dispersion des espèces de forêt humide au cours des derniers millénaires mais a aussi façonné un paysage géomorphologique multiconcave totalement original. Le plus faible niveau de richesse spécifique constaté sur ce paysage (i.e. alpha-diversité à l'échelle du site – Figure 20), la forte dominance d'espèces généralement cantonnées à la plaine côtière (notamment *Parinari campestris*) et l'absence de *Astrocaryum sciophilum*, palmier de sous-bois marqueur de forêt ancienne, s'expliqueraient donc tout autant par une reconquête récente de la forêt que par l'originalité des sols en place.

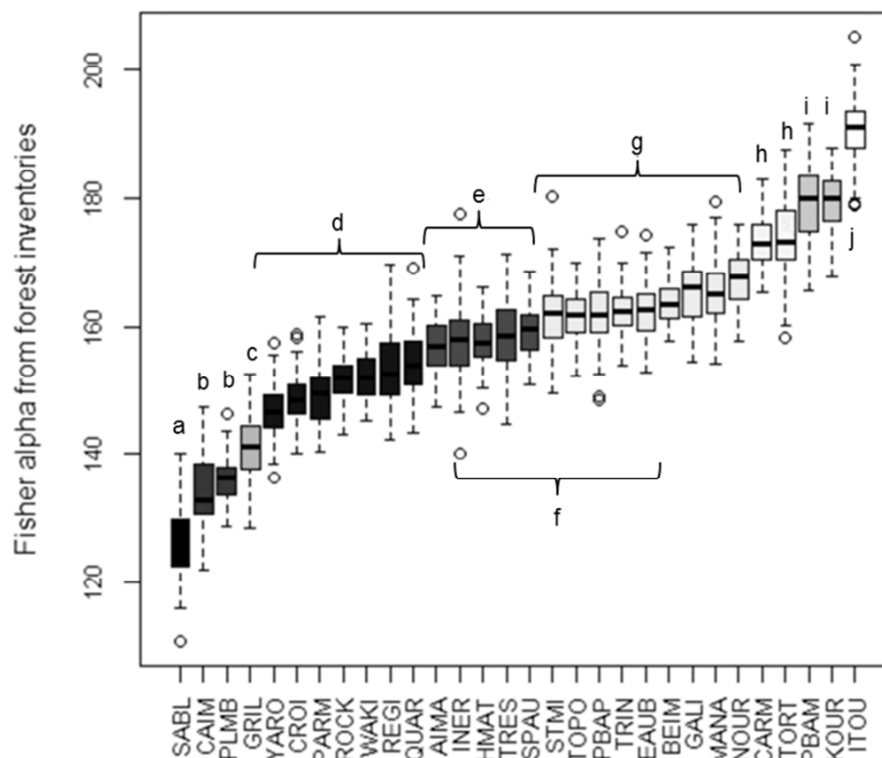


FIGURE 20 : COMPARAISON DES VALEURS DE FISHER-ALPHA ESTIMEES A L'ECHELLE DES SITES A PARTIR DES INVENTAIRES FORESTIERS [165].

Les lettres minuscules indiquent les groupes de site significativement différents selon un test non-paramétrique de Wilcoxon ($p < 0.01$) - les sites de la WAKI et de YAROUpi (paysage multiconcave de type D) montrent une diversité plus faible que la moyenne au même titre que de nombreux sites de la bande côtière, récemment colonisés par la forêt (SABL, CAIM, GRIL, REGI) – les sites des paysages multiconvexes de type I (TRIN, BEIM) et J (AIMA, EAUB) présentent une diversité proche de la moyenne.

Chapitre 4

IV Diversité et Services écosystémiques

IV.1 Introduction au chapitre

Les études précédentes ont permis d'appréhender toute la diversité des écosystèmes forestiers à l'échelle régionale du point de vue floristique et pédologique. Elles ont permis de démontrer la forte valeur indicatrice de la géomorphologie aussi bien vis-à-vis de la diversité spécifique des communautés forestières, que vis-à-vis des propriétés des sols. Cette influence des paysages géomorphologiques se prolonge par un effet significatif sur les cortèges de grande faune comme l'a démontré Cécile Richard-Hansen de l'ONCFS avec qui j'ai collaboré (voir annexe G). Cette diversité écosystémique entraîne-t-elle des variations de services écosystémiques (SE) significatives nécessitant des adaptations de gestion ?

IV.1.a Définition des services écosystémiques

La notion de services écosystémiques (SE) renferme une grande complexité qui prend racine dans l'histoire même de son émergence. Cette notion prend sa source dans l'idée que l'économie est fortement dépendante du contexte écologique et que le « capital naturel » fournit des services à la société dont la qualité dépend du fonctionnement, de la structure et de la diversité des écosystèmes [15].

Le Millenium Ecosystem Assesment (MEA) lancé en 2000 par les Nations Unis et publié en 2005 a fortement médiatisé cette notion de services écosystémiques et a permis de fixer des périmètres consensuels permettant aux différents univers écologiques, économiques, politiques de trouver des définitions communes [16].

On distingue ainsi 4 types de SE : les services d'approvisionnement qui fournissent des biens, les services de régulation qui interfèrent sur l'environnement global et les grands cycles biogéochimiques, les services culturels du domaine de l'affectif et du spirituel, et les services de support qui participent au bon fonctionnement des services précités mais qui ne fournissent pas directement un bien ou un service à la société.

IV.1.a.1 Liens entre biodiversité et SE

De fait, la notion de SE englobe à la fois des produits (biens) et des fonctions (processus). L'intégration des fonctions de support lié à la diversité spécifique, fonctionnelle ou génétique n'est pas anodine et participe à la complexité de la notion de SE. Elle puise sa source dans la formidable ascension de la thématique *Biodiversité*, qui émerge dans la même période que les SE et suit la même trajectoire

politico-médiatique. La conférence de Rio (1992), le Global Biodiversity Assessment (1995), puis l'IMoSEB à Paris (2005) sensibilisent la société aux risques liés à la perte de biodiversité et amènent la notion de biodiversité au cœur des problématiques de SE. Ce mouvement se base entre autre sur l'hypothèse d'une corrélation positive entre biodiversité et productivité et de son influence sur la stabilité des écosystèmes et de leur fonctionnement. [166] Cependant, la nécessaire simplicité des expérimentations scientifiques tentant d'analyser les liens entre biodiversité et productivité rend leurs conclusions difficilement généralisables à large échelle sur des écosystèmes extrêmement plus complexe (e.g. [167]). La relation entre biodiversité et SE est donc très équivoque.

IV.1.a.2 La notion de SE en pratique

De la complexité de la notion de SE découle de nombreuses difficultés quant à son utilisation lorsqu'il s'agit de l'évaluer. Doit-on mesurer le bénéfice (ex : volume de bois produit, carbone stocké) ou le processus (ex : productivité à l'hectare, carbone fixé annuellement) ? Ou s'arrête le bénéfice et qui sont les bénéficiaires (ex : quel périmètre pour la protection des sols ou la qualité des eaux) ? Comment comparer différents services, avec quels équivalents monétaires ?

La déclinaison des réflexions politico-scientifiques à l'échelle de l'UE dans le cadre du MAES [168], ou du G8+5 dans le cadre du TEEB [169] a permis de recadrer la praticité de la notion en distinguant les processus écologiques des bénéfices qu'ils fournissent et en caractérisant plus finement les relations entre processus écologiques et bien-être humain [18,170,171].

Dans ce cadre, les anciens services de support ne sont plus considérés comme SE en tant que tels mais bien comme les cadres de processus qui fournissent in fine des SE. Ainsi la biodiversité est considérée non comme un service à évaluer mais comme un facteur permettant de prévoir ou de modéliser la production de SE spécifique. C'est en ce sens que j'ai tenté de travailler en gardant comme focale deux services écosystémiques particulièrement important pour le gestionnaire forestier guyanais, la production de bois d'œuvre et le stockage de carbone, en relation avec les fonctions de support lié à la diversité des communautés.

IV.1.b Régulation du cycle du carbone et approvisionnement en bois : deux SE au centre des attentes locales

Je me suis dans un premier temps intéressé à l'estimation des stocks de carbone dans la biomasse forestière. La régulation du cycle du Carbone s'impose en effet comme un SE parmi les plus essentiels face aux menaces que font peser les changements climatiques actuels, et la FTH joue un rôle primordial dans ce cycle (voir chapitre I). En forêt tropicale humide, les rotations d'exploitation sont longues (30 ans en règle générale, 65 ans en Guyane), et les coupes sont sélectives laissant

toujours derrière elles un fort capital sur pied lorsqu'elles sont réalisées dans un cadre de gestion durable [172-174]. Le service de régulation du cycle du carbone est donc essentiellement rendu par le stock de carbone sur pied qui est bien plus conséquent que le stock de carbone immobilisé par les bois transformés [175,176]. Dans ce contexte, la capacité de stockage du carbone dans la biomasse forestière est un paramètre de régulation tout aussi important que les flux de production primaire nette [177]. En Guyane, les flux de carbone lié aux changements d'affectation des sols et principalement à la conversion forêt-agriculture pèsent lourd dans le bilan régional [178]. Apprécier les variations de biomasse à l'échelle régionale est donc une donnée essentielle aux réflexions d'aménagement du territoire et de gestion de ce SE.

Pour évaluer la variabilité des quantités de carbone stockées dans la biomasse forestière, j'ai utilisé plusieurs grandes campagnes d'inventaires forestiers standardisés (HABITATS et PAPETIERS) et développé des méthodes d'estimation de biomasse adaptées à ce type de données en collaboration avec Quentin Molto (CIRAD). Ces travaux m'ont permis d'analyser la variabilité des stocks de carbone à diverses échelles ainsi que la distribution spatiale de ces stocks en relation avec les facteurs environnementaux. Cette étude fait l'objet du premier article de ce chapitre.

Dans un deuxième temps, j'ai élargi cette étude au service d'approvisionnement en bois. La production de matériau bois est une des priorités du gestionnaire forestier en Guyane, le marché local de la construction étant très demandeur et en pleine expansion [155]. Cette production reste modeste à l'échelle du massif avec seulement 70 000 m³.an⁻¹ exploité en moyenne depuis une dizaine d'années. Mais les projections socio-économiques qui prévoient un doublement des besoins en construction dans les vingt ans, et la forte volonté politique de développement de la filière font de ce service une pierre angulaire de la gestion forestière guyanaise. Au sein des 300 essences d'arbres atteignant des tailles intéressantes pour l'industrie de transformation, environ 90 revêtent des qualités technologiques suffisantes pour la transformation, 44 sont considérées comme des essences commerciales majeures (ECM) [155] mais seulement 8 essences font réellement l'objet d'une exploitation régulière (ECMp : Essences Commerciales Majeures Principales hors bois précieux) et 3 essences principales (EP) concentrent plus de 75% de la production (l'Angélique *Dicorynia guianensis*, le Gonfolo *Qualea Rosea* et *Ruitzerania albiflora*, le Grignon franc *Sextonia rubra*). Là encore, les rotations d'exploitation étant très longue en Guyane, c'est à la quantité de bois disponible pour ces différentes ressources que je vais m'intéresser et non à la productivité qui reste pour le moment très mal appréciée faute de données suffisantes. Les analyses et résultats de cette dernière étape sont développés dans la deuxième partie de ce chapitre mais ne sont pas présentés sous forme d'article.

IV.2 Modèle de distribution spatiale de la biomasse forestière à l'échelle régionale (Article 5)

Annexe H: Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O, Couteron P (submitted). **Spatial structure of above-ground biomass at the landscape scale limits the accuracy of carbon mapping in rainforests.** *Plos ONE* – in revision

Dans cet article, j'étudie la variabilité spatiale de la biomasse forestière aérienne en m'appuyant sur les inventaires forestiers précédemment présentés mais aussi sur une campagne d'inventaires forestiers plus anciens (les inventaires PAPETIERS 1974-1976) fournissant des mesures sur plus de 2500 placettes de 0.4 à 0.5ha. Après avoir adapté les modèles de prédiction de biomasse à ces types de données, et après avoir évalué la précision des estimations obtenues, j'analyse la structure spatiale de la biomasse et sa variation en relation avec les variables environnementales dans une approche de Krigeage-Régression. Cette analyse met en évidence une faible auto-corrélation locale (sur des distances inférieures à 10km) ainsi qu'une faible influence des variables environnementales. Les facteurs environnementaux ayant le plus d'effet sur ces variations de biomasse aériennes sont le type de paysages géomorphologiques (à large échelle) et l'intensité d'hydromorphie (à petite échelle). Ce travail débouche sur l'élaboration d'une carte de prédiction de la biomasse forestière à 2km de résolution pour une précision estimée de 50 t.ha⁻¹. Cette étude met en exergue l'importance de la variation stochastique locale de la biomasse au regard de la variabilité régionale en forêt tropicale humide, ce qui explique le faible pouvoir prédictif constaté des modèles de spatiaux de biomasse.

IV.3 Variabilité régionale des SE et relations entre services

L'objectif de cette dernière partie est d'analyser la variabilité des principaux services écosystémiques forestiers à l'échelle régionale. Pour cela, j'ai sélectionné onze indicateurs synthétiques permettant d'appréhender la variabilité des principaux services écosystémiques sur lesquels se focalise actuellement la gestion forestière guyanaise (tableau 4).

IV.3.a Matériels & méthodes

Les indicateurs moyens ont été calculés par layons, par sites et par types de paysages géomorphologiques, pour pouvoir tester les relations et compromis entre biodiversité et services à ces différentes échelles. Certains indicateurs n'étant pas disponibles ou présentant une forte incertitude à l'échelle des placettes (i.e. stock de carbone du sol et estimation de la richesse floristique locale), je n'ai pas pu mener ces analyses à cette résolution plus fine. Les indicateurs sont détaillés dans le tableau 5.

Concernant la biodiversité, 5 indicateurs fiables parmi les 11 développés dans mon premier article (annexe B), ont été retenus : 3 indicateurs d'alpha-diversité relatifs aux espèces rares (AlphaF), aux espèces communes (Alpha1) ou aux dominantes (Alpha2) - chaque groupes d'espèces pouvant avoir son importance dans les services/processus de support [179,180] – et 2 indicateurs permettant d'apprécier l'originalité des compositions en espèces abondantes (Beta1) ou dominantes (Beta2). La précision de ces indicateurs est estimée par la moyenne des coefficients de variations moyens des estimations calculées pour chaque relevé à partir des 99 simulations de composition floristique (voir annexe B). D'autres indicateurs ont été éliminés du fait de leur manque de précision (Entropie d'ordre 0) ou de leur manque de variabilité (Fréquence en espèces déterminantes selon la liste du CSRPN). On note une diminution nette de l'incertitude des estimateurs d'alpha-diversité en fonction de l'ordre (au sens de Hill). Ces évolutions franches signifient que les estimations de diversité locale sont moins robustes si l'on donne un poids plus important aux espèces rares (ce qui est logique compte-tenu de la plus grande difficulté de reconnaissance taxonomique). Les plus faibles différences d'incertitudes entre bêta-diversité d'ordre 2 (11%) et d'ordre 1 (3%) sont quant à elles difficilement interprétables compte-tenu des fortes hétérogénéités et des distributions très différentes que cachent ces moyennes : les incertitudes les plus fortes (i.e. 36%) sont rencontrées pour les faibles valeurs de bêta à l'ordre 2 alors qu'elles sont rencontrées pour les fortes valeurs de bêta à l'ordre 1 (i.e. 5%).

TABLEAU 5: INDICATEURS DE SERVICES ECOSYSTEMIQUES ETUDIES ET LEUR DEFINITION

Indicateurs	Définition	Amplitude sur layon	Incertitude estimée *
ECM55	Potentiel de production maximal : densité des tiges d'essences commerciales <u>majeures</u> (44 essences#) de plus de 55cm de DBH (tiges.ha ⁻¹)	1,5 - 21	4%
ECMP55	Potentiel de production à court terme : densité des tiges d'essences commerciales <u>majeures principales</u> (8 essences#) de plus de 55cm de DBH (tiges.ha ⁻¹)	0 - 18,3	1%
EP55	Potentiel de production effective à court terme : densité des tiges d'essences commerciales <u>principales</u> (4 espèces#) de plus de 55cm de DBH (tiges.ha ⁻¹)	0 - 14,4	2%
EP	Potentiel de production à long terme : Densité de tiges d'essences commerciales <u>principales</u> de plus de 20cm de DBH (tiges.ha ⁻¹)	0,2 - 34,3	6%
AlphaF	Richesse spécifique : Indice de Fisher estimé à partir de la méthode développée dans le chapitre II-2 annexe B	99 - 199	9%
Alpha1	α-Diversité locale de Shannon : estimée par l'entropie d'ordre 1 dans le chapitre II-2 annexe B	4.4 - 5.5	0.7%
Alpha2	α-Diversité locale de Simpson : estimée par l'entropie d'ordre 2 - méthode développée dans le chapitre II-2 annexe B	0.96 - 0.99	0.08%
Beta1	β-Diversité de Shannon : estimée à partir de l'entropie d'ordre 1 dans le chapitre II	0.35 - 1.80	3%
Beta2	β-Diversité de Simpson : Alpha diversité estimée à partir de l'entropie d'ordre 2 - méthode développée dans le chapitre II-2 annexe B	0-0.023	11%
CBiom	Carbone stocké dans la biomasse estimée à partir de la méthode développée dans le chapitre IV-2 (annexe G) en considérant un ratio C sur matière sèche de 0.5 (tC.ha ⁻¹)	84 -253	11%
CSol	Carbone organique stocké dans le sol estimé à partir de la carte prédictive développée dans le chapitre III-3 annexe E (tC.ha ⁻¹)	74 -121	(25%)

voir liste des Directives Régionales d'Aménagement [155]I – les 4 espèces principales sont l'Angélique (*Dicorynia guianensis*) le Gonfolo rose (*Qualea rosea*), le Gonfolo gris (*Ruitzerania albiflora*) et le Grignon franc (*Sextonia rubra*).* incertitude moyenne à l'échelle des layons estimée à partir du coefficient de variation des simulations

CHAPITRE 4 : DIVERSITE ET SERVICES ECOSYSTEMIQUES

Les quatre indicateurs relatifs aux services d'approvisionnement en bois (ECM55, ECMP55, EP55, EP) ont été calculés à partir des données brutes des inventaires forestiers. Leur précision est estimée à partir de l'analyse de l'incertitude taxonomique propre aux différents groupes d'essences et catégories de diamètre considérées et se révèle excellente du fait de la grande fiabilité de reconnaissance des principales essences commerciales par les forestiers, notamment dans les gros bois (tableau 6).

TABLEAU 6: FIABILITE DE DETERMINATION TAXONOMIQUE POUR LES ESSENCES COMMERCIALES
FONCTION DES CLASSES DE DIAMETRE

Taux de détermination exacte (taxon théorique = taxon effectif)	Gros bois (DBH 55cm et +)		Tous diamètres	
	N tiges	Taux de bonne détermination	N tiges	Taux de bonne détermination
Toute essence exploitable	242	92%	1044	84%
ECM (dont ECMP)	135	96%	480	88%
ECMP (dont EP)	78	99%	187	96%
EP	50	98%	108	94%

Calculé sur les 9 placettes de références avec double détermination présentées à l'annexe B.

Les deux indicateurs relatifs à la régulation du stock de carbone ont été tirés des analyses détaillées dans le quatrième et cinquième article de la thèse. Le carbone du sol est estimé par extraction des estimations du modèle spatial à résolution d'un kilomètre (voir annexe E). L'incertitude de cet indicateur correspond à l'erreur résiduelle relative du modèle de régression. Le carbone stocké dans la biomasse est calculé non pas à partir du modèle de prédiction spatiale mais directement à partir des estimations sur données d'inventaires (voir annexe G).

L'incertitude associée à ces différents indicateurs est généralement inférieure à 10% excepté pour la Bêta-diversité d'ordre 2 (11%), le Carbone stocké dans la biomasse (11%) et les stocks de Carbone du sol (erreur relative du modèle de l'ordre de 25%).

Les indicateurs, calculés par layons d'inventaires sur les données HABITATS, sont analysés en Analyse des Composantes Principales centrée et réduite (ACP) suivant la méthode proposée par Grimaldi et collègues [100]. Cette analyse multivariée permet de mettre en évidence les covariances et corrélations entre indicateurs et de regrouper les relevés en fonction de leur proximité vis-à-vis de ces critères[181]. Nos relevés couvrent dans 80% des cas des surfaces de 5.5 à 6.5ha et plus rarement des surfaces plus petites allant jusqu'à 3 ha (fonction de la taille du paysage – les layons très incomplets ont été écartés). Ces variations de surface entraînent de légers biais dans les estimations de diversité et de stock de carbone du sol. Cependant ces biais restent minimes et les résultats détaillés ci-après sont très proches que l'on intègre ou non la covariable surface dans les analyses.

Les relations entre indicateurs sont ensuite analysées deux-à-deux à l'échelle des layons comme à celle des sites ou des paysages par des tests de corrélation et de régression linéaire classique afin d'interpréter les relations observées. L'efficacité des types de paysages pour capter les variations de SE est testée par partitionnement de variance between-within (i.e. variance intra-groupe vs variance inter-groupe) [181].

IV.3.b Résultats

IV.3.b.1 Analyse multivariée et tests inter-intra

L'ACP fait apparaître deux axes principaux remarquablement prééminents représentant 76% de la variance totale (Figure 21). Le premier axe oppose les relevés présentant un fort indice de bêta-diversité d'ordre 2, c'est-à-dire une forte originalité de composition en espèces dominantes (+0.86), avec les relevés ayant une forte alpha-diversité (-0.73 à -0.78 pour les trois indicateurs). Le stock du carbone du sol est lui aussi bien corrélé à cet axe (-0.66). Le deuxième axe est corrélé à trois indicateurs relatifs à la densité en essences commerciales (-0.84 à -0.83). On observe une dispersion très variable des relevés par site, les layons de certains sites étant très rapprochés (YAROupi, KOURouaïe, GRILLon, BASTien) alors que d'autres montrent une grande variabilité (Les NOURagues, SAUT Parasol, AIMara, REGIna). Les layons les plus contributeurs au premier axe sont ceux sur Sable Blanc (SABL) le layon D de CriquePlomb (CPLB) ou ceux de BASTien et de la WAKI, tous couverts par une dominance de sols très contraignants de type Arenosols, Cambisols, Plinthosols, ou Stagnic Acrisols (voir annexe D). Les relevés contribuant le plus à l'axe 2 côté négatif sont les layons du Piton de l'ARMontabo, de la ROChe Koutou situés l'un à l'extrême Est l'autre à l'extrême Ouest. Les layons de YAROupi à l'extrême Sud-Est et ceux sur SABLE blanc à l'extrême Nord-Ouest contribuent aussi à cet axe du côté positif.

Le facteur paysage géomorphologique explique 48% de la variance représentée par ces deux axes, mais laisse subsister une large variabilité intra-paysage (52%). Par ailleurs, on observe un regroupement des paysages par grandes catégories qui respecte la logique des reliefs : les reliefs de plateaux (E, F, G) présentent de forts indicateurs d'approvisionnement ; les reliefs aplanis (A=plaine, D=multiconcave) ont de forts indices de Bêta-diversité et de faibles indices de stock de carbone ; les reliefs montagneux au contraire ont de forts indices d'Alpha-diversité et les reliefs multiconvexes (B, I, J) avec les vallées (C) sont en position intermédiaire. La variance inter-groupes de ces 4 grandes catégories représente 37% de la variance de l'ACP. La projection des coordonnées géographiques (X, Y en UTM) et de la surface des layons en variables supplémentaires confirment la faible corrélation de ces facteurs avec les axes de l'ACP (coordonnées respectives des trois variables supplémentaires pour l'axe 1 : -0.35, 0.17, -0.30 ; pour l'axe 2 : 0.10, -0.03, 0.02).

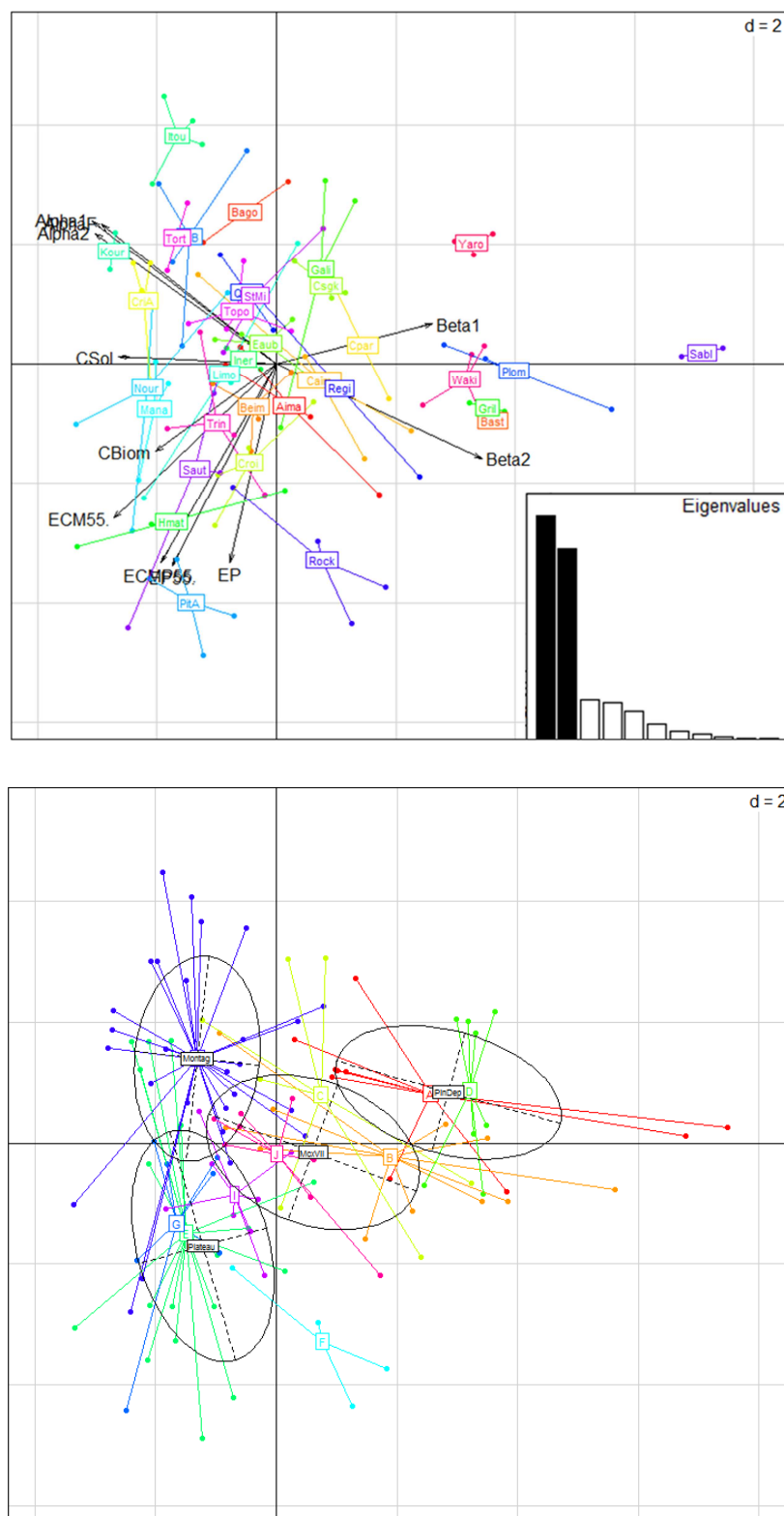


FIGURE 21 (CI-APRES) : PROJECTION DES COORDONNEES DES LAYONS SUR LES 2 PREMIERS AXES DE L'ANALYSE EN COMPOSANTE PRINCIPALE DES 10 INDICATEURS DE SE

En haut, les relevés sont regroupés par site (code de quatre lettres) et les projections des variables constitutives des axes sont figurées par des flèches – En bas, les relevés sont groupés par types de paysage (couleur) et par grandes catégories de reliefs (4 ellipses : Montagnes, Plateaux, Plaines et dépressions = PlnDep, Multiconvexe et Vallées = McxVII)

IV.3.b.2 Relation entre Diversité et Carbone

Des corrélations positives significatives s'expriment entre le Fisher-Alpha et les stocks de Carbone, aussi bien au niveau des layons, qu'à l'échelle des sites (Figure 22). A l'échelle des sites, les variations du stock total sont importantes : de 186 tC.ha⁻¹ (Yaroupi) à 320 tC.ha⁻¹ (Haute-Matarony). Les corrélations avec le stock de carbone du sol sont relativement fortes ($R^2=0.24$ pour les layons, $R^2=0.31$ pour les sites, $p<0.001$), mais plus limités concernant la biomasse ($R^2=0.05$ pour les layons et 0.17 pour les sites, $p<0.05$). Les stocks de carbone du sol et de la biomasse co-varient significativement avec cependant des niveaux de corrélation faible ($R^2=0.08$ et $p<0.005$ pour les layons, $R^2=0.14$, $p<0.05$ pour les sites). Les écosystèmes stockant le plus de carbone aussi bien dans les sols que dans la biomasse forestière correspondent donc aux écosystèmes présentant de forte diversité locale et une moindre singularité (faible bêta-diversité). La relation la plus forte entre ces deux catégories d'indicateurs est établie entre le stock de carbone total et l'Alpha de Fisher (exprimé en log-log à l'échelle des layons – $R^2=0.13$, $F=17$, $dll=107$, $p<0.001$ – sans transformation à l'échelle des sites – $R^2=0.30$, $F=13$, $dll=31$, $p<0.001$).

IV.3.b.3 Relation entre Production et Carbone

Stock de carbone dans la biomasse (CBiom) et densité en tiges exploitables d'essences commerciales majeures (ECM55) sont très proches dans le plan de l'ACP. De fait, les deux indicateurs sont fortement corrélés ($R^2=0.40$ pour une régression log-log – $p<0.001$ – Figure 23). La relation avec le stock de carbone total est encore plus forte à l'échelle des layons ($R^2=0.46$ – $p<0.001$) comme à celle des sites ($R^2=0.40$ – $p<0.001$). De fait, de forts indices de production impliquent une forte concentration de gros bois (composants majeurs de la biomasse locale) parmi des espèces à bois généralement lourd, ce qui peut expliquer la relation entre biomasse et indicateur de production. Les écosystèmes les plus attractifs du point de vue des services d'approvisionnement correspondent donc généralement aux plus forts stocks de carbone forestier.

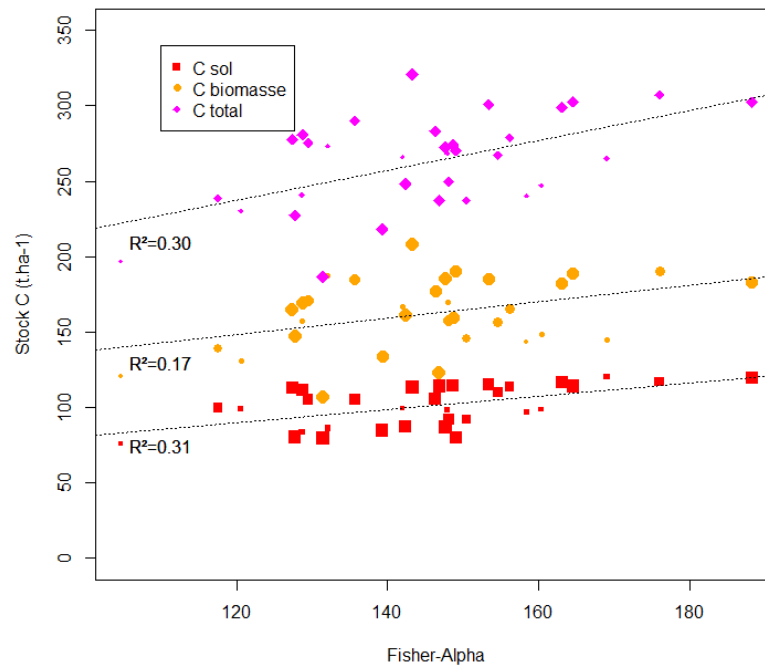


FIGURE 22 : RELATION ENTRE STOCKS DE CARBONE ET DIVERSITE ALPHA DE FISHER PAR SITES ET FONCTIONS DE REGRESSION ASSOCIEES

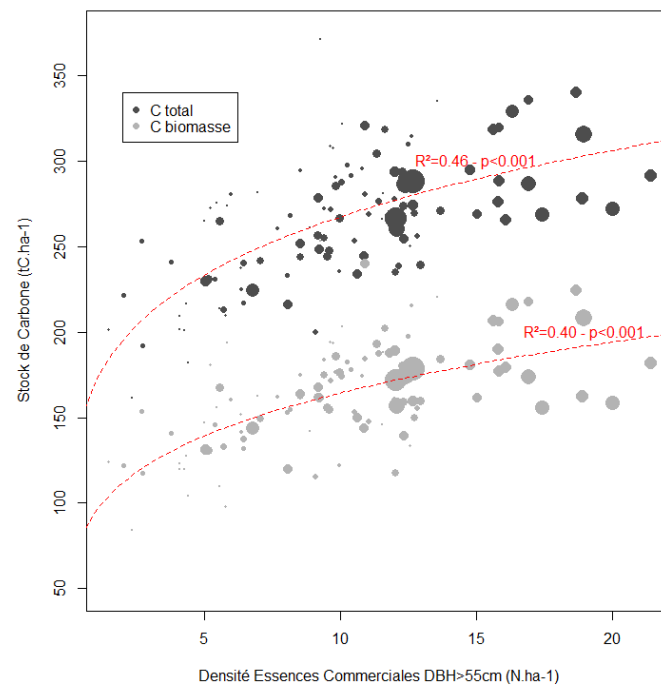


FIGURE 23 : STOCK DE CARBONE (BIOMASSE AERIENNE ET SOL) EN FONCTION DE LA DENSITE DES TIGES EXPLOITABLES D'ESSENCES COMMERCIALES PAR LAYONS ET FONCTION DE REGRESSION ASSOCIEE EN LOG-LOG.

La taille des bulles est proportionnelle à la densité des tiges exploitables d'essences principales

IV.3.b.4 Relation entre Production et Diversité

Les indicateurs de diversité et ceux de production, très orthogonaux sur le plan de l'ACP, paraissent relativement indépendant au premier abord. Cependant la densité en espèces principales (EP) se révèle négativement corrélée au Fisher-Alpha de façon significative (Figure 24). Des interactions entre ces deux indicateurs font apparaître des effets de seuil : les relevés présentant les plus fortes densités en espèces principales ont des niveaux de diversité limitée ; parallèlement, les relevés présentant une faible diversité locale et une forte originalité floristique ont une densité d'espèces principales limitée. Ces patrons de limitation se retrouvent quelques soient les indices de production et d'Alpha-diversité observés. Ils perdurent aussi à l'échelle des sites (Figure 25).

Les interactions entre production et diversité d'ordre 2 peuvent s'expliquer physiquement : la plupart des espèces commerciales majeures principales (ECMP) présentant une distribution spatiale agrégative [53,114,117] ; elles contribuent donc fréquemment au cortège des espèces dominantes (voir Tableau 6) et de fait leur concentration locale réduit la diversité à cet ordre. Le maintien de ce mécanisme à des ordres de diversité inférieurs et en élargissant la gamme des espèces commerciales (ECM55) est plus étonnant. En effet, le cortège des ECM pris en compte n'inclut pas les principales espèces dites hyper-dominantes [42] (notamment, les Wapa *Eperua falcata*, Maho noir *Eschweilera spp.* et Moni *Protium spp.* sont exclus car très rarement exploités) et sont donc relativement moins dominantes que les autres espèces (Tableau 7).

TABLEAU 7: CONTRIBUTION DES DIFFERENTES CATEGORIES D'ESSENCES AUX EFFECTIFS DES DIFFERENTES CLASSES D'ABONDANCE/DOMINANCE DEFINIES A PARTIR DES DONNEES DE [43]

Catégories	Abondance max.	0	<1	1-5	5-15	>15
	Nombre de tiges	1 288	20 919	35 431	16 817	5 807
ECMP (dont EP)	N = 2 947	0%	0%	7%	3%	0%
ECM (dont ECMP)	N = 8 034	2%	8%	16%	8%	0%
autres	N = 69 281	98%	92%	84%	92%	100%

Les espèces présentant des abondances locales maximales supérieures à 15 tiges/ha sont considérées comme hyper-dominantes alors que celles rarement rencontrées sur les placettes de relevé, notées en 0, sont les plus rares.

Cet effet pourrait être donc être lié à un phénomène d'exclusion compétitive plus subtil : dans les stations favorables, le développement d'une plus forte densité de quelques espèces commerciales se ferait au détriment de toute une gamme d'espèces moins performantes et souvent plus rares. La structure diamétrique ne semble pas être en cause par ailleurs puisque la limitation s'exerce aussi bien pour les indicateurs centrés sur les gros bois (avec $DBH \geq 55\text{cm}$) que pour l'indicateur EP (avec $DBH \geq 20\text{cm}$). La réduction de diversité n'est donc pas due à un biais ou artefact entraîné par une réduction de la densité locale du fait de l'abondance de gros bois

commerciaux. De fait, les écosystèmes les plus attractifs du point de vue des services de production sont bien exclus des zones de très forte diversité ou à forte originalité floristique.

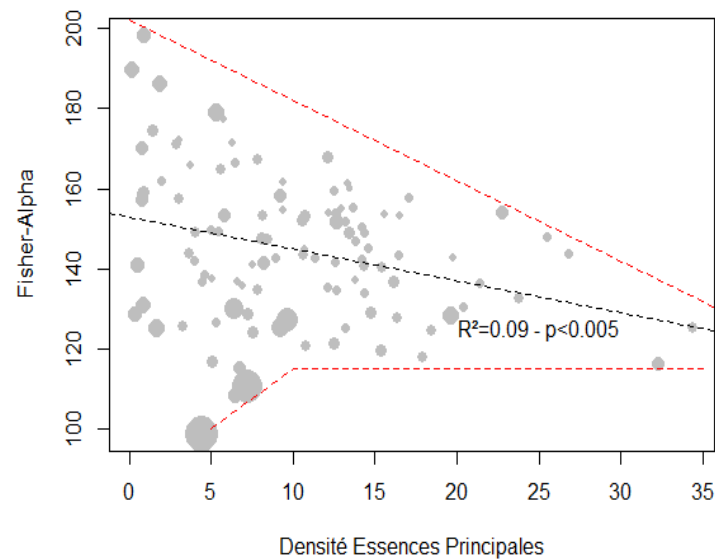


FIGURE 24 : RELATION ENTRE DIVERSITE LOCALE ET DENSITE DES ESSENCES COMMERCIALES PRINCIPALES (DBH>20CM) PAR LAYONS ET FONCTION DE REGRESSION ASSOCIEE
La taille des bulles est proportionnelle à la bêta-diversité d'ordre 1

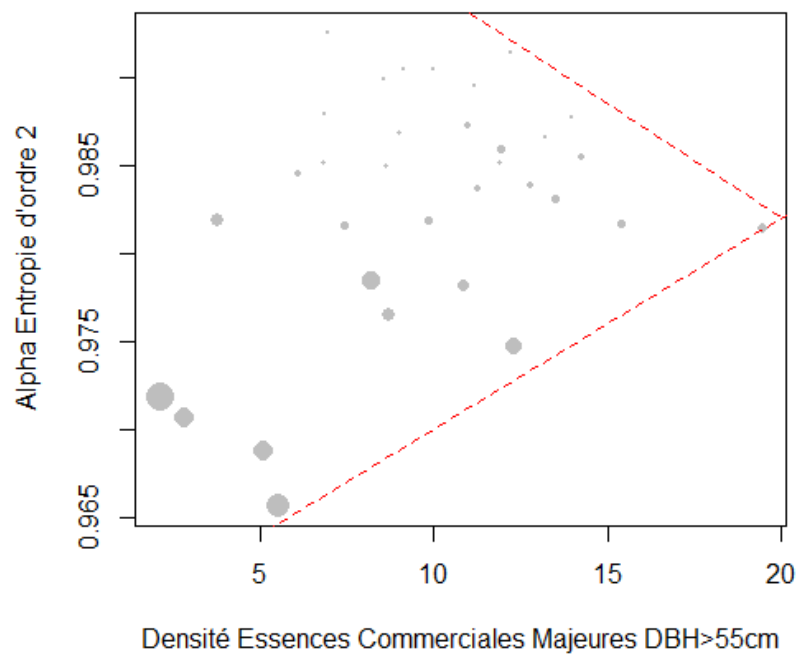


FIGURE 25 : RELATION ENTRE L'INDICE DE DIVERSITE ALPHA BASE SUR L'ENTROPIE D'ORDRE 2 (SIMPSON) ET LA DENSITE EN TIGES EXPLOITABLES D'ESSENCES COMMERCIALES MAIEURES (DBH>55CM) PAR SITES.
La taille des bulles est proportionnelle à la bêta-diversité d'ordre 2

IV.4 Synthèse du chapitre

Les écosystèmes forestiers guyanais font preuve d'une remarquable variabilité en termes de services : à l'échelle des sites (échantillonnant des massifs de plusieurs milliers d'ha), la quantité de carbone stockée varie d'un facteur 1.6 pour le sol, et d'un facteur 2 dans la biomasse, la richesse spécifique locale peut elle aussi varier d'un facteur 2 et la ressource en bois exploitable est quant à elle encore plus variable (facteur de 8 à 50 selon les indicateurs,) ce qui tranche avec la vision fréquente d'écosystèmes forestiers peu différenciés.

Les grandes catégories de paysages basés sur des descripteurs géomorphologiques se révèlent être de remarquables indicateurs des niveaux de services avec quatre grands cas de figure : des forêts de montagne très diversifiées avec de forts stocks de carbone dans les sols ; des forêts de plateaux avec de forts stocks de carbone total et d'importantes ressources en bois ; des forêts de plaines (côtières et intérieures) à forte originalité mais faible diversité floristique, faible ressources en bois et faible stock de carbone du sol ; des situations intermédiaires sur les reliefs hétérogènes des collines et vallées. La mise en évidence de telles relations entre types de paysage et services environnementaux dans une forêt tropicale humide non perturbée est tout à fait originale et vient compléter les études comparatives entre les milieux forestiers amazoniens perturbés et non perturbés [100].

Les niveaux de services apparaissent aussi nettement liés à la diversité spécifique des écosystèmes forestiers : services d'approvisionnement en bois limité par les fortes diversités (alpha comme bêta) et stock de carbone positivement corrélé à la richesse locale. Il serait hasardeux d'interpréter la relation entre carbone et alpha-diversité comme une généralisation de l'influence bénéfique de la diversité sur la productivité primaire des écosystèmes, qui reste à prouver à l'échelle des paysages [91,182]. De nombreux auteurs suggèrent en effet qu'une forte diversité est garante d'une résilience et d'une stabilité favorables aux SE [90]. Dans le cas présent, les relations entre diversité et carbone sont à mon avis moins directes et plus probablement dues à une dynamique d'accumulation conjointe sur le long terme dans des contextes écosystémiques stables qu'à un véritable effet positif de la diversité sur le stockage de carbone. La stabilité climatique et géomorphique qu'a connu une partie de la Guyane au cours du Quaternaire a en effet permis le développement de Ferralsols profonds et très argileux que l'on sait favorables à l'accumulation de carbone [183]. Ces conditions édaphiques sont aussi favorables au développement de fortes biomasses aériennes [184]. Dans le même temps ces zones à grande stabilité climatique semblent être parmi les plus favorables au maintien d'un grand nombre d'espèces [185,186]. Il est donc fort possible que la production primaire de ces zones relativement peu fertiles soit modeste mais que leur stabilité pédoclimatique sur le très long terme soit favorable à la fois l'accumulation de carbone [187] et à l'accumulation d'espèces dans l'écosystème [188].

V Conclusion générale

V.1 Une nouvelle classification des habitats forestiers de Guyane

Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse ont fait la démonstration d'un fort pouvoir explicatif des paysages géomorphologiques sur la diversité forestière – voir *Chapitre 2*. Ce « déterminisme » s'explique par la capacité des paysages géomorphologiques à intégrer à la fois les effets de filtres édaphiques, les effets de dispersion sur le long terme (i.e. million d'années) et les effets de dynamique écosystémique sur le moyen terme (i.e. milliers d'années) – voir *Chapitre 3*. Ces paysages permettent ainsi de définir un cadre écosystémique relativement homogène dans lequel des relations fortes entre sols, végétation et faune sont établies.

Cette covariance forte entre les différentes composantes de l'écosystème à l'échelle des unités de paysage nous permet de définir des types d'habitats forestiers, basés sur la stratification géomorphologique et facilitant la représentation et l'appréhension d'une diversité forestière complexe (habitats principaux).

Ces différents habitats peuvent être hiérarchiquement regroupés par grandes catégories de reliefs qui définissent des habitats génériques partageant les mêmes origines géomorphiques, les mêmes systèmes-sols et de fortes convergences floristiques (voir tableau 8) – voir *Chapitres 2 et 3*. Ces habitats génériques s'affirment par ailleurs comme des marqueurs efficaces des principaux enjeux en termes de services écosystémiques – voir *Chapitre 4*. Au sein des habitats principaux, les contextes édaphiques les plus extrêmes induisent des modifications floristiques locales qui permettent de distinguer des habitats particuliers généralement de faible étendue mais qui contribuent significativement à l'originalité régionale – voir *Chapitre 3*.

Sur le plan pratique, la mise en perspective de ces résultats a permis de déboucher sur l'élaboration d'un catalogue des habitats forestiers de Guyane que j'ai rédigé en collaboration avec Olivier Brunaux (ONF – pour la partie forestière), Cécile Richard-Hansen (ONCFS – pour la partie faune), Jean-Jacques de Granville et Sophie Gonzalez (IRD – pour la partie végétation du sous-bois) et Vincent Freycon (CIRAD – pour la partie pédologie).

TABLEAU 8 (CI-APRES): CLASSIFICATION HIERARCHIQUE DES DIFFERENTS HABITATS FORESTIERS DETAILLEE DANS LE CATALOGUE DES HABITATS DE GUYANE [189]

CONCLUSION GENERALE

Habitats génériques (6)	Paysages	Habitats principaux (12)	Habitats particuliers (12)
41.1 Forêts marécageuses et marécages boisés	tous	41.11 Forêts ripicoles, de bas-fonds et talwegs humides	41.11e pinotières 41.11f marécage boisé à palmiers-bâches 41.11m forêt marécageuse à moutouchi
41.2 Forêts des plaines côtières à Caesalpinioideae et Lecythidaceae	A	41.21 Forêts côtières des terres basses à funguti koko et awara 41.22 Forêts côtières des terres hautes à goupï et manil marécage	41.21l forêts des cordons sableux 41.21b forêts sur sable blancs à mora de St Laurent et bois rouge 41.22r forêts littorales sur rochers
41.3 Forêts des reliefs multi-concaves à Burseraceae et Mimosoideae	D	41.31 Forêts de la pénéplaine intérieure à sali, moni et tossopassa	41.31d forêts sur djougoung-pété
41.4 Forêts des reliefs multi-convexes et vallées-jointives à Lecythidaceae et Caesalpinioideae	C	41.41 Forêts des basses vallées fluviales à wapa et maho rouge	
	B	41.42 Forêts des collines irrégulières à mahos, wapa et amarante	41.--c forêts sur cuirasse
	I	41.43 Forêts des collines régulières élevées à mahot noir, wapa et angélique	41.--s forêts sur saprolite superficielle
	J	41.44 Forêts des collines peu élevées à mahot noir, angélique et wacapou	41.--q forêts sur quartzites
41.5 Forêts des plateaux à Caesalpinioideae et Burseraceae	E	41.51 Forêt des plateaux réguliers à moni, angélique et patawa	41.--i forêts sur inselberg et savane-roche
	F	41.52 Forêts des plateaux irréguliers à angélique, sali et comou	
	G	41.53 Forêts des plateaux élevés à angélique, moni et bita tiki	
41.6 Forêts des montagnes à Mimosoideae et Burseraceae	H	41.61 Forêts des montagnes de moyenne altitude à moni et yayamadous	41.61a forêt sub-montagnardes > 500m à ouekos et cèdres

CONCLUSION GENERALE

Paysages géomor- phologiques	Description des paysages et formations forestières – traits principaux (d'après annexe A et analyse de la structure forestière – non présenté dans la thèse)	Sols dominants (d'après annexes E F)	Faciès forestier (Familles dominantes)	Associations caractéristiques de la communauté d'arbres (d'après annexe C)	Faune associée (d'après annexe G)
Multi- concave	D Mosaïque de reliefs très plats et inondables et de formes ondulées aux versants doux – Forêt à canopée basse (30m) et ouverte par de petits chablis – Gros bois rares (<25 tiges/ha – G<20m ²) et palmiers peu abondants – peu riches en essences commerciales	(Stagnic) Acrisols Plinthosols / Cambisols	Burseraceae et Mimosoideae	Sali (<i>Tetragastris spp.</i>), Myristicaceae (<i>Iryanthera et Virola spp.</i>), <i>Carapa spp.</i> - Malobi (<i>Ecclinusa spp.</i>) Funguti koko (<i>Parinari spp.</i>) et Baaka koko (<i>Licania spp.</i>) sur djougoung-pété	Tinamous (Tinamidae) Saimiri (<i>Saimiri</i> sciureus), ...
Plaine	A Reliefs plats parsemés de quelques buttes résiduelles sur substrats variés – Mosaïque de forêts inondables, mangroves, savanes, forêt dense de terre ferme (nombreuses petites tiges – rares gros bois) sur substrats variés	Sable blanc	Leguminosae	Bois rouge (Humiria balsamifera)	Capucin brun (<i>Ceibus apella</i>)
Vallées jointives	C Demi-oranges enserrées dans un réseau hydrographique très dense – Forêt dominée par les Wapa (20 à 100 tige/ha)	Mosaïque de Plinthosols / Cambisols dominants, Acrisols et Ferralsols plus rares		Wapa (<i>Eperua falcata</i>), Mahot rouge (<i>Lecythis spp.</i>)	n.d., fréquem- ment chassé
Multi- convexes	B Collines arrondies de formes plus ou moins régulières alternant avec des petits plateaux de faible amplitude (généralement <40m) – Forêt à couvert fermé moyennement riche en gros bois et en essences commerciales – Quelques forêts basses sur cuirasses et latérites		Lecythidaceae et Caesalpinioi- deae	Mahot noir (<i>Eschweilera spp.</i>), Wapa (<i>Eperua falcata</i>), Amarante (<i>Peltogyne spp.</i>), Sapotaceae variées	Capucins blancs (Cebus olivaceus) et agoutis (<i>Dasyprocta leporina</i>)
	I J	Mosaïque d'Acrisols Plinthosols / Cambisols		Mahot noir, Angélique (<i>Dicorynia guianensis</i>), Wacapou (<i>Vouacapoua americana</i>), Manils	
Plateaux	E F G Plateaux d'amplitude comprise entre 40 et 90m, plus ou moins entaillés par un réseau hydrographique régulier – Forêt à canopée haute et fermée à gros bois (H>35m, G ≈25m ²) et sous-bois encombrés de palmiers (200 à 400/ha) – Très riche en essences commerciales majeures – Quelques forêts basses d'inselbergs et affleurements granitiques	Ferralsols dominants	Caesalpinioideae et Burseraceae	Moni (<i>Protium sp.</i>), Angélique, Bitá tiki (<i>Diospyros spp.</i>), Patáwa (<i>Oenocarpus batáwa</i>) Angélique, Sali, Comou (<i>Oenocarpus bacaba</i>) Angélique, Moni, Bitá tiki (<i>Dyospiros spp</i>)	Biches (<i>Mazama americana</i>) et Pécari (<i>Pecari Tajacu</i>)
Montagnes	H Reliefs abrupts et de forte amplitude (>90m) – Forêt à canopée haute et irrégulière à gros bois (H≈40m, G=24m ²) - Très diversifiée	+Petrolinthic Plinthosols	Mimosoideae et Burseraceae	<500 m - Diverses Vochysiaceae >500m – Ouekos (<i>Inga spp.</i>) et diverses Lauraceae	Hocos (<i>Crax alector</i>) Atèles (<i>Ateles paniscus</i>)

**TABEAU 9 : TABLEAU SYNTHETIQUE DES CARACTERISTIQUES PEDOLOGIQUES, FLORISTIQUES ET FAUNISTIQUES DES DIFFERENTS ECOSYSTEMES FORESTIERS DE
TERRE FERME DEFINIS EN FONCTION DES PAYSAGES GEOMORPHOLOGIQUES**

V.2 Implications en termes de gestion forestière

A la lumière de ces nouveaux éléments, plusieurs conseils peuvent être formulés à l'attention des gestionnaires de l'environnement en Guyane à la fois en termes de stratégie d'acquisition des connaissances, de politique de conservation et d'orientation d'aménagement.

V.2.a Une stratégie d'acquisition des connaissances affinée :

Les forêts guyanaises sont loin d'avoir révélé toute leur diversité et leur complexité. Les efforts d'acquisition de connaissances doivent donc être poursuivis si l'on souhaite mener un inventaire exhaustif et représentatif de cette diversité. Les paysages géomorphologiques ayant fait la preuve d'un fort pouvoir explicatif sur la distribution spatiale des espèces forestières et l'assemblage des cortèges faunistiques, ils devraient être utilisés comme clef d'entrée pour optimiser l'efficacité des prochains efforts de prospection. Les premières campagnes d'inventaires ZNIEFF (Zone d'Intérêt Ecologique Floristique et Faunistique) se sont essentiellement portées sur les haut-reliefs guyanais, zones refuges supposées [190], (17% de la surface couverte par des ZNIEFF de type 1), et sur la zone littorale, plus accessible et anthropisée (14% de la surface couverte par des ZNIEFF de type 1). Cette stratégie se révèle payante les forêts de montagne abritant effectivement les plus fortes richesses spécifiques estimées et les forêts de plaines présentant une forte originalité floristique (bêta-diversité). En contrepartie, les paysages multiconvexes, multiconcaves et les reliefs de vallées ou de plateaux ont été largement sous-échantillonnés. Les prochaines campagnes d'inventaires ZNIEFF devraient particulièrement focaliser sur ces strates notamment sur celles subissant actuellement les plus fortes pressions anthropiques : paysages des basses-vallées du Nord de la Guyane (C) gagnées par les terres agricoles, paysages des collines régulières élevées (J) envahis par l'activité minière, les plateaux élevés (G) gagnés par l'expansion de l'exploitation forestière.

Parallèlement, les dispositifs scientifiques de type placettes permanentes (réseau GUYAFOR <http://www.ecofog.gf/spip.php?article364>) mis en place ces dernières années pour étudier le fonctionnement des forêts guyanaises ont été implantées sur la base d'une stratification géologique et climatique. Le réseau qui en découle sous-échantillonne gravement les forêts sur plateaux et sur reliefs multiconvexes, pourtant majoritaire en termes de surface, et il sur-échantillonne les forêts de plaine. Ce déséquilibre pose problème quant à la représentativité des données récoltées qui doivent alimenter les modèles de dynamique forestière après exploitation. Le traitement statistique de ces données devra impérativement tenir compte de ce déséquilibre si l'on souhaite aboutir à des modèles utilisables pour la gamme des forêts actuellement exploitées.

V.2.b Une stratégie de conservation axée vers la représentativité:

La même question de la représentativité se pose en termes de politique de conservation. Là encore, les réseaux d'espaces protégés sont loin de couvrir de façon équivalente les différents types de paysages. S'ajoute par ailleurs à cette question la notion de répartition spatiale des espaces protégés, la diversité forestière étant très fortement organisée par des structures spatiales à large échelle (i.e. gradients de composition Nord-Ouest / Sud-Est sur une portée de plus de 200 kilomètres, variations sub-régionales sur des portées de 50 à 150 kilomètres).

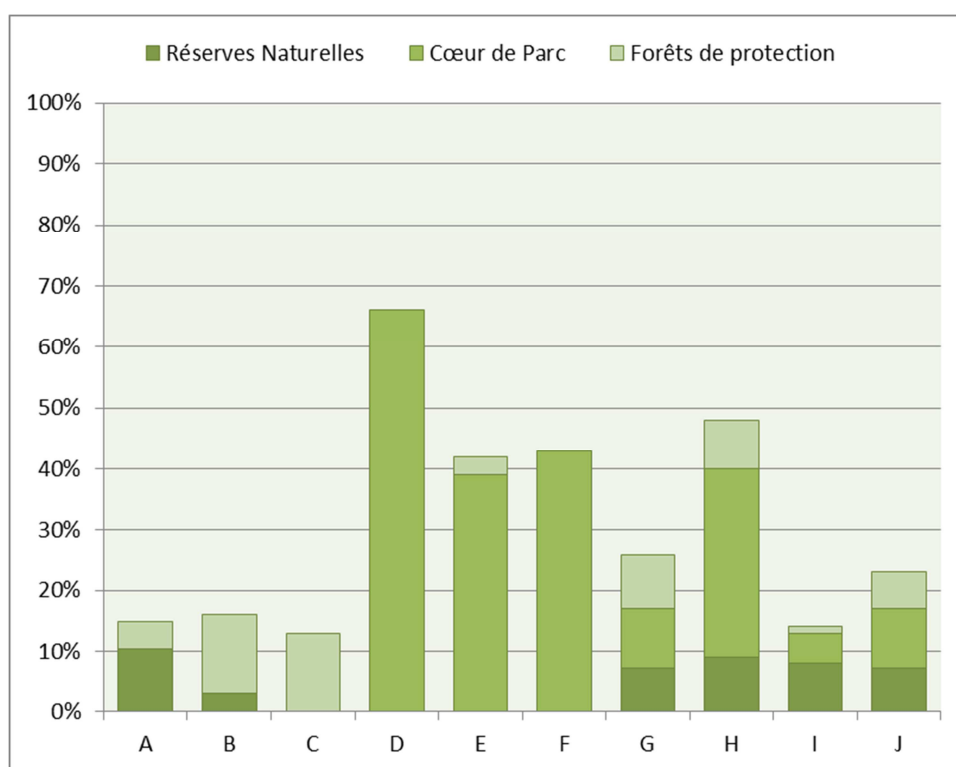


FIGURE 26 : EFFORT DE PROTECTION PAR TYPE DE PAYSAGE

Pourcentages de la surface totale du paysage calculés à partir d'un croisement des couches SIG de la DEAL (<http://www.guyane.developpement-durable.gouv.fr/geoguyane-a745.html>) avec la carte des paysages géomorphologiques.

De fait, si la zone cœur du Parc Amazonien permet une bonne conservation de la majorité des types de forêts du Sud Guyanais, ce dispositif central doit être complété par un réseau secondaire permettant de mieux intégrer la diversité des forêts propre au Nord (Figure 26) qui sont par ailleurs les plus riches en espèces endémiques (D. Sabatier com. pers). Les écosystèmes des basses vallées côtières (C) et des paysages multiconvexes irréguliers (B) devraient notamment faire l'objet d'une attention particulière du fait de manque de statut de protection fort pour la conservation de ces forêts. Les « *several small* » doivent venir compléter le « *single large* ». La mise en communication de ces espaces paraît être une condition

essentielle à l'efficacité de la politique de conservation eut égard à l'importance des processus de dispersion en forêt guyanaise. Les réflexions autour de la mise en place d'une trame verte et bleue en Guyane devraient intégrer cet aspect. Les séries de protection générale mise en place par l'ONF au sein des forêts aménagées devraient s'affirmer comme un élément essentiel de cette stratégie de mise en continuité des zones de protection.

V.2.c Une aide à l'aménagement du Domaine Forestier Permanent (DFP) :

L'aménagement forestier fonde son action sur l'analyse des enjeux et des potentialités de chaque massif dans le but de fixer des objectifs prioritaires sur le long terme qui soient en adéquation avec le contexte régional et qui permettent d'assurer la durabilité de la gestion [89]. La variabilité spatiale des niveaux de services écosystémiques mise en évidence au cours de ces travaux fournit des éléments de diagnostics importants pour guider ces choix d'objectifs. La Figure 20 du chapitre précédent résume particulièrement bien les trois pôles d'écosystèmes diagnostiqués : un pôle forestier à haute valeur patrimoniale pour sa richesse floristique et sa capacité de stockage de carbone (forêts de montagne), un pôle à haute valeur patrimoniale pour son originalité floristique (forêts des plaines et reliefs multi-concaves), un pôle à forte ressource en bois et forte biomasse (forêts des plateaux).

Les objectifs d'approvisionnement en bois devraient donc s'orienter préférentiellement vers les forêts de plateaux qui présentent des niveaux de ressources bien supérieurs aux autres types forestiers et une relative homogénéité stationnelle favorable à la principale espèce exploitée. A l'inverse, ces objectifs devraient généralement être évités sur les forêts de montagne à forte valeur patrimoniale, fort pouvoir de stockage de carbone et ressource en bois extrêmement variable. Les difficultés d'accès à la ressource et les forts impacts de l'exploitation dans ces contextes à forte pente fournissent aussi des arguments dans ce sens[174]. Les massifs forestiers les plus septentrionaux (tels que la Montagne de Kaw, les Monts de l'Observatoires ou les Monts de la Kourouaïe) qui combinent une forte richesse floristique avec une influence côtière devraient être exclus de toute exploitation préjudiciable. De même les forêts des plaines paraissent en moyenne peu attractives en termes de ressources en bois. Certes, leur proximité vis-à-vis des centres de transformation et de consommation augmente fortement leur attractivité et les secteurs les plus favorables ont souvent déjà été aménagés et exploités (Organabo, Région de St Laurent...). Cependant, le faible potentiel de reconstitution et de régénération des populations exploitées, naturellement peu abondantes sur ces paysages, rend incertain la durabilité de la production forestière dans ce contexte. Les premières projections des modèles de dynamique issue du suivi de ces forêts de plaine fournissent des arguments dans ce sens [191-193]. Les forêts des

collines et des vallées, très médianes en termes de services nécessitent quant à elles des diagnostics plus approfondis afin de mieux appréhender la variabilité locale, notamment vis-à-vis de la ressource en bois. La carte des sols et les cartes de distribution d'espèces produites dans le cadre de ces travaux sont à même de fournir une partie des éléments de réponses.

V.3 Limites et perspectives de ces travaux

Au début de cette thèse, trois questions de recherche ont été posées relatives aux échelles d'organisation de la diversité forestière, à la recherche de facteurs prédictifs liés aux mécanismes agissant sur cette diversité et à l'impact de la diversité sur les services écosystémiques.

Grâce à la collecte d'un jeu de données multi-échelle ad-hoc nous avons pu mettre en évidence une organisation spatiale de la composition forestière très marquée à large échelle. Nous avons pu faire la preuve du lien entre biodiversité (diversité floristique et faunistique) et géodiversité (diversité des formes du relief), ce lien s'établissant non seulement à l'échelle des unités de modelés comme précédemment supposé [88] mais surtout à l'échelle des paysages. Nous avons aussi pu démontrer que cette structuration de la diversité à large échelle exprimait pour partie des effets de niches relatifs à la variabilité climatique régionale et aux propriétés des sols mais qu'elle intégrait aussi d'autres influences : celles des processus liés aux effets de dispersion limitée et de colonisation.

Des hypothèses ont pu être avancées quant à la valeur indicatrice et intégratrice des paysages géomorphologiques vis-à-vis des processus à l'origine de la diversité forestière : les paysages géomorphologiques reflèteraient l'histoire écologique sur le temps long, clef de compréhension primordiale de l'écologie des forêts amazoniennes [185,188], ainsi que la dynamique évolutive actuellement en cours dans l'écosystème, tel que supposé par Hammond [144]. En ce sens, les paysages géomorphologiques nous permettent de franchir la frontière trop souvent dressée entre écologie et biogéographie et entre processus locaux et régionaux [194]. Un faisceau d'indices recueilli tout au long de ces travaux permettent de replacer les paysages géomorphologiques et les communautés afférentes dans des trajectoires et des héritages écologiques particuliers (voir III-4). Cette approche « historique » nécessiterait cependant des approfondissements à travers le développement de modèles pédogénétiques [195], permettant de considérer les vitesses d'évolution et de transformation des sols et des paysages, et leur mise en perspectives avec des approches phylogénétiques [196]. Cette étude a été rendue possible par l'adoption de procédures d'inventaire rapide, basées sur la connaissance des prospecteurs forestiers, avec une précision taxonomique est limitée, comme montré au chapitre II-2. Les inventaires botaniques permettent de capter plus finement la diversité des communautés végétales étudiées, et permettraient d'approfondir nos résultats

CONCLUSION GENERALE

notamment en développant une approche phylogénétique susceptible de tester cette hypothèse d'une divergence ancienne entre les paysages. Répéter à terme les approches développées ici sur des données botaniques, issues des réseaux GUYADIV, GUYAFOR et DIADEMA, en cours de développement par les équipes des UMR AMAP et ECOFOG, constituerait une poursuite logique à ces travaux.

Enfin, l'approche écosystémique originale, rendue possible grâce à la collaboration de forestiers, botanistes, éthologues et pédologues a permis d'aborder la question de la diversité forestière, non pas dans sa globalité, mais dans sa dimension relationnelle : relations entre les différentes composantes des écosystèmes (sol-végétation, sol-relief, relief-faune...) ; relations entre les différents services rendus par les écosystèmes. Cette approche a notamment permis de confirmer à l'échelle des paysages la stabilité de la corrélation positive entre la diversité spécifique et les capacités de stockage du carbone des écosystèmes déjà mise en évidence aux échelles locales ou globales [197,198]. L'analyse des relations faune-flore actuellement en cours d'étude dans le cadre d'une thèse ONCFS (Thomas Denis) permettra d'enrichir cette vision écosystémique. Un prolongement de ce travail consisterait à introduire la dimension faunistique dans le cadre d'analyse des SE (biomasse de la grande faune, diversité, richesse en espèces protégées). L'intégration d'autres groupes faunistiques (herpétologie, ornithologie, ...) est aussi souhaitable, même si ceux-ci sont susceptibles de répondre à d'autres échelles spatio-temporelles que la végétation forestière ou les reliefs. Leur prise en compte dans une approche écosystémique globale et dans une description plus complète des habitats forestiers constituerait une nouvelle avancée très importante.

V.4 Le mot de la fin

Ces travaux de recherche reflètent l'image d'un écosystème forestier guyanais aux multiples facettes qui rassemble une grande diversité d'habitats au sein d'un continuum forestier remarquable. Des habitats peu à peu façonnés par des histoires écologiques divergentes, qui poursuivent encore aujourd'hui des dynamiques contrastées, mais qui restent fortement interdépendants. Des habitats qui communiquent et ne cessent d'échanger espèces et populations : parfois source, parfois puits selon les dynamiques en cours.

Plus qu'une mosaïque, le massif guyanais se dévoile comme une aquarelle, tout en nuances, juxtaposition de tâches aux contours flous où les couleurs diffusent, se mélangent et se teintent tout en laissant paraître les contours d'un grand et impressionnant tableau.

VI Références bibliographiques

1. Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, et al. (2010) Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *science* 327: 812-818.
2. Gibbs HK, Ruesch AS, Achard F, Clayton MK, Holmgren P, et al. (2010) Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 16732-16737.
3. Koh LP, Wilcove DS (2008) Is oil palm agriculture really destroying tropical biodiversity? *Conservation Letters* 1: 60-64.
4. Sampaio G, Nobre C, Costa MH, Satyamurty P, Soares-Filho BS, et al. (2007) Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. *Geophysical Research Letters* 34.
5. FAO, ITTO (2011) The state of forests in the Amazon Basin, Congo Basin and Southeast Asia. In: FAO, editor. A report prepared for the Summit of the Three Rainforest Basins, Brazzaville, Republic of Congo, 31 May - 3 June 2011 80p ed. Rome (Italy).
6. Dirzo R, Raven PH (2003) Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28: 137-167.
7. Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
8. IUCN (2014) Red List - Table 5: Threatened species in each country (totals by taxonomic group).
9. Olson DM, Dinerstein E (1998) The Global 200: A Representation Approach to Conserving the Earth's Most Biologically Valuable Ecoregions. *Conservation Biology* 12: 502-515.
10. Mittermeier RA, Mittermeier CG, Brooks TM, Pilgrim JD, Konstant WR, et al. (2003) Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 10309-10313.
11. Ramankutty N, Gibbs HK, Achard F, Defries R, Foley JA, et al. (2007) Challenges to estimating carbon emissions from tropical deforestation. *Global Change Biology* 13: 51-66.
12. Pan Y, Birdsey RA, Fang J, Houghton R, Kauppi PE, et al. (2011) A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science* 333: 988-993.
13. Wright SJ (2013) The carbon sink in intact tropical forests. *Global change biology* 19: 337-339.
14. Barthod C (1993) La conférence des Nations-Unies sur l'environnement et le développement (Rio de Janeiro, 3-14 juin 1992) et la forêt. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* XLV: 1-19.

BIBLIOGRAPHIE

15. Costanza R, Daly HE (1992) Natural capital and sustainable development. *Conservation biology* 6: 37-46.
16. MEA MEA (2005) *Ecosystems and human well-being: synthesis*. Island, Washington, DC.
17. Falinski J, Mortier F (1996) Biodiversité et gestion durable des forêts en Europe. *Revue Forestière Française*, 1996, S, fascicule thématique "La gestion durable des forêts tempérées".
18. De Groot RS, Alkemade R, Braat L, Hein L, Willemsen L (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7: 260-272.
19. Chave J, Levin S (2003) Scale and scaling in ecological and economic systems. *Environmental & Resource Economics* 26: 527-557.
20. Levin SA (1992) The problem of pattern and scale in ecology: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73: 1943-1967.
21. Chave J (2013) The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? *Ecology letters* 16: 4-16.
22. Hooper D, Solan M, Symstad A, Diaz S, Gessner M, et al. (2002) Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford: Oxford University Press. pp. 195-208.
23. Hein L, Van Koppen K, De Groot RS, Van Ierland EC (2006) Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological economics* 57: 209-228.
24. Condit R, Lao S, Singh A, Esufali S, Dolins S (2014) Data and database standards for permanent forest plots in a global network. *Forest Ecology and Management* 316: 21-31.
25. Malhi Y, Phillips OL, Lloyd J, Baker T, Wright J, et al. (2002) An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). *Journal of Vegetation Science* 13: 439-450.
26. ter Steege H, Pitman N, Sabatier D, Castellanos H, Hout Pvd, et al. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12: 2255-2277.
27. Kremen C (2005) Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology letters* 8: 468-479.
28. Morneau F (2007) Effet d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française) [Thèse de doctorat]. Nancy: Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts. 256p p.
29. Lindenmayer D, Franklin J, Fischer J (2006) General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological conservation* 131: 433-445.

BIBLIOGRAPHIE

30. Hall LS, Krausman PR, Morrison ML (1997) The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*: 173-182.
31. De Groot RS, Wilson MA, Boumans RM (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological economics* 41: 393-408.
32. Noss RF (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation biology* 4: 355-364.
33. Basset Y, Novotny V, Miller SE, Weiblen GD, Missa O, et al. (2004) Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *Journal of Applied Ecology* 41: 163-174.
34. Wang JX, Liu HM, Hu HB, Gao L (2004) Participatory approach for rapid assessment of plant diversity through a folk classification system in a tropical rainforest: Case study in Xishuangbanna, China. *Conservation Biology* 18: 1139-1142.
35. Baraloto C, Ferreira E, Rockwell C, Walthier F (2008) Limitations and applications of parataxonomy for community forest management in southwestern Amazonia. *Ethnobotany Research & Applications* 5: 77-84.
36. Rejou-Mechain M, Fayolle A, Nasi R, Gourlet-Fleury S, Doucet JL, et al. (2011) Detecting large-scale diversity patterns in tropical trees: Can we trust commercial forest inventories? *Forest Ecology and Management* 261: 187-194.
37. Baraloto C, Molto Q, Rabaud S, Hérault B, Valencia R, et al. (2013) Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: a comparison of field inventory methods. *Biotropica* 45: 288-298.
38. de Araujo Barbosa CC, Atkinson PM, Dearing JA (2015) Remote sensing of ecosystem services: A systematic review. *Ecological Indicators* 52: 430-443.
39. Richard-Hansen C, Guitet S, Brunaux O, Jaouen G, Cornu J-F, et al. (2010) Biodiversité et paysages et forêt guyanaise - rapport scientifique - programme "Ecosystèmes Tropicaux". Ministère chargé de l'Environnement. 47 p.
40. Guitet S (2012) Programme Habitats : caractérisation et cartographie des habitats forestiers de Guyane - Rapport final (version du 18/12/2012). Office National des Forêts. pp 371 p.
41. Hammond DS (2005) Biophysical features of the Guiana shield. *Tropical forests of the Guiana shield: ancient forests in a modern world*. Wallingford UK: CABI Publishing. pp. 15-194.
42. ter Steege H, Nigel CA, Sabatier D, Baraloto C, Salomao RP, et al. (2013) Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342: 325.
43. Molino JF, Sabatier D, Prévost MF, Frame D, Gonzalez S, et al. (2009) Etablissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane Française. IRD. pp. 59.

BIBLIOGRAPHIE

44. ter Steege H, Sabatier D, Castellanos H, Van Andel T, Duivenvoorden J, et al. (2000) An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *Journal of Tropical Ecology* 16: 801-828.
45. Mitchard ET, Feldpausch TR, Brien RJ, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo A, et al. (2014) Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*.
46. Brooks TM, Mittermeier RA, da Fonseca GA, Gerlach J, Hoffmann M, et al. (2006) Global biodiversity conservation priorities. *science* 313: 58-61.
47. Kier G, Mutke J, Dinerstein E, Ricketts TH, Küper W, et al. (2005) Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* 32: 1107-1116.
48. Prance GT (1996) Islands in Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 351: 823-833.
49. Olson DM, Dinerstein E (2002) The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical garden*: 199-224.
50. ter Steege H, Pitman NCA, Phillips OL, Chave J, Sabatier D, et al. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
51. Feldpausch TR, Banin L, Phillips OL, Baker TR, Lewis SL, et al. (2011) Height-diameter allometry of tropical forest trees. *Biogeosciences* 8: 1081-1106.
52. Fauset S, Johnson MO, Gloor M, Baker TR, Monteagudo M A, et al. (2015) Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun* 6.
53. Hammond DS, Gourlet-Fleury S, Hout Pvd, ter Steege H, Brown VK (1996) A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecology and Management* 83: 99-116.
54. Schulman L, Toivonen T, Ruokolainen K (2007) Analysing botanical collecting effort in Amazonia and correcting for it in species range estimation. *Journal of Biogeography* 34: 1388-1399.
55. Haripersaud P, ter Steege H, de Granville JJ, Chevillotte H, Hoff M (2010) Species abundance, distribution and diversity in time and space after centuries of botanical collecting in the Guianas. *Taxon* 59: 592-597.
56. Pos E, Guevara Andino JE, Sabatier D, Molino J-F, Pitman N, et al. (2014) Are all species necessary to reveal ecologically important patterns? *Ecology and Evolution* 4: 4626-4636.
57. ter Steege H (1993) Patterns in tropical rain forest in Guyana. Wageningen, the Netherlands.: Utrecht University.
58. ter Steege H (1998) The use of forest inventory data for a National Protected Area Strategy in Guyana. *Biodiversity & Conservation* 7: 1457-1483.

BIBLIOGRAPHIE

59. ter Steege H, Hammond DS (2001) Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology* 82: 3197-3212.
60. ter Steege H, Zondervan G, ter Steege H (2000) A preliminary analysis of large-scale forest inventory data of the Guiana Shield. *Plant diversity in Guyana With recommendations for a National Protected Area Strategy Tropenbos Series* 18: 35-54.
61. de Granville J-J (2002) Milieux et formations végétales de Guyane. *Acta botanica gallica* 149: 319-337.
62. Gond V, Freycon V, Molino JF, Brunaux O, Ingrassia F, et al. (2011) Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13: 357-367.
63. Bordères M (2003) Les problématiques de gestion durable du massif forestier guyanais. *Connaissance et gestion de la forêt guyanaise*: 219-234.
64. Hammond DS, Gond V, Thoisy Bd, Forget P-M, DeDijn BP (2007) Causes and consequences of a tropical forest gold rush in the Guiana Shield, South America. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 36: 661-670.
65. Fleury M, Gonzalez S, Grenand P, Guitet S, Sabatier D (2012) Un conservatoire botanique adapté au territoire guyanais : comment intégrer connaissances scientifiques et connaissances traditionnelles ? In: VertigO, editor.
66. Whittaker RJ, Araújo MB, Jepson P, Ladle RJ, Watson JE, et al. (2005) Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and distributions* 11: 3-23.
67. Tuomisto H (2010) A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
68. Dray S, Pelissier R, Couteron P, Fortin MJ, Legendre P, et al. (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82: 257-275.
69. Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological monographs* 30: 279-338.
70. Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.
71. Marcon E, Zhang Z, Hérault B (2014) The Decomposition of Similarity-Based Diversity and its Bias Correction.
72. Pelissier R, Couteron P, Dray S, Sabatier D (2003) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: Two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84: 242-251.
73. Couteron P, Pélissier R (2004) Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses. *Oikos* 107: 215-221.

BIBLIOGRAPHIE

74. Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*: 5-13.
75. Pelissier R, Couteron P (2007) An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *Journal of Ecology* 95: 294-300.
76. Legendre P, Cáceres M (2013) Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. *Ecology letters* 16: 951-963.
77. Munoz F, Couteron P, Ramesh BR (2008) Beta Diversity in Spatially Implicit Neutral Models: A New Way to Assess Species Migration. *The American Naturalist* 172: 116-127.
78. Couteron P, Ollier S (2005) A generalized, variogram-based framework for multi-scale ordination. *Ecology* 86: 828-834.
79. Rosindell J, Hubbell SP, Etienne RS (2011) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography at Age Ten. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 340-348.
80. Hutchinson G. The multivariate niche; 1957. pp. 415-421.
81. Tilman D (1982) Resource Competition and Community Structure. (Mpb-17): Princeton University Press Princeton, NJ.
82. Hardin G (1960) The competitive exclusion principle. *science* 131: 1292-1297.
83. Connell JH (1979) INTERMEDIATE-DISTURBANCE HYPOTHESIS. *Science* 204: 1345-1345.
84. Molino J-F, Sabatier D (2001) Tree Diversity in Tropical Rain Forests: A Validation of the Intermediate Disturbance Hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.
85. Hubbell SP (2001) The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography; Levin SA, Horn HS, editors: Princeton University Press. 448 p.
86. Gravel D, Canham CD, Beaudet M, Messier C (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399-409.
87. Jabot F, Etienne RS, Chave Jrm (2008) Reconciling neutral community models and environmental filtering: theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308-1320.
88. Paget D (1999) Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Nancy. 155 p.
89. Brunaux O, Demenois J (2003) Planning and logging in the tropical rain forests of French Guiana. *Revue Forestiere Francaise (Nancy)* 55: 260-272.
90. Mace GM, Norris K, Fitter AH (2012) Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in ecology & evolution* 27: 19-26.
91. Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, et al. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9: 1146-1156.

BIBLIOGRAPHIE

92. Hector A, Bagchi R (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448: 188-190.
93. Elmqvist T, Folke C, Nyström M, Peterson G, Bengtsson J, et al. (2003) Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1: 488-494.
94. Duffy JE (2008) Why biodiversity is important to the functioning of real-world ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 437-444.
95. Naidoo R, Balmford A, Costanza R, Fisher B, Green RE, et al. (2008) Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 9495-9500.
96. Bu W, Zang R, Ding Y (2014) Field observed relationships between biodiversity and ecosystem functioning during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *Acta Oecologica* 55: 1-7.
97. Anderson BJ, Armsworth PR, Eigenbrod F, Thomas CD, Gillings S, et al. (2009) Spatial covariance between biodiversity and other ecosystem service priorities. *Journal of Applied Ecology* 46: 888-896.
98. Chan KM, Shaw MR, Cameron DR, Underwood EC, Daily GC (2006) Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biol* 4: e379.
99. Nelson E, Mendoza G, Regetz J, Polasky S, Tallis H, et al. (2009) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 4-11.
100. Grimaldi M, Oszwald J, Dolédec S, del Pilar Hurtado M, de Souza Miranda I, et al. (2014) Ecosystem services of regulation and support in Amazonian pioneer fronts: searching for landscape drivers. *Landscape ecology* 29: 311-328.
101. Molto Q (2012) Estimation de biomasse en forêt tropicale humide : Propagation des incertitudes dans la modélisation de la distribution spatiale de la biomasse en Guyane française. Kourou: Univ. Antilles Guyane. 176 p.
102. Sabatier D, Grimaldi M, Prevost MF, Guillaume J, Godron M, et al. (1997) The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131: 81-108.
103. Freycon V, Sabatier D, Paget D, Ferry B (2003) The influence of soil on arborescent vegetation in the forests of French Guiana: the current state of knowledge. *Revue Forestière Française* 55: 60-73.
104. Madelaine C, Pelissier R, Vincent G, Molino JF, Sabatier D, et al. (2007) Mortality and recruitment in a lowland tropical rain forest of French Guiana: effects of soil type and species guild. *Journal of Tropical Ecology* 23: 277-287.
105. Pelissier R, Dray S, Sabatier D (2002) Within-plot relationships between tree species occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated through canonical correlation analysis. *Plant Ecology* 162: 143-156.

BIBLIOGRAPHIE

106. Cantet L (2004) Prédiction de l'engorgement hydrique de surface par les cortèges floristiques en forêt tropicale humide (Guyane française). Nancy (France): ENGREF. 25 p.
107. Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V (2010) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 106-116.
108. Couteron P, Pelissier R, Mapaga D, Molino JF, Teillier L (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172: 89-108.
109. de Granville JJ (1990) Les formations végétales primaires de la zone intérieure de Guyane. In: SEPANGUY, editor. Gestion de l'écosystème forestier et aménagement de l'espace régional. Cayenne: SEPANGUY. pp. 21-40.
110. Stropp J, Van der Sleen P, Assunção PA, da Silva AL, ter Steege H (2011) Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41: 521-544.
111. Sabatier D (2010) Evaluation multi-échelles de la diversité spécifique, structurale et fonctionnelle des arbres en forêt guyanaise : prise en compte du substrat géologique, des sols et de la dynamique sylvigénétique (résultats). In: Ecofor G, editor. Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux. Montpellier, France.
112. Marcon E, Herault B, Baraloto C, Lang GR (2012) The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Oikos* 121: 516-522.
113. Gonzalez MA, Roger A, Courtois EA, Jabot F, Norden N, et al. (2010) Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest. *Journal of Ecology* 98: 137-146.
114. Traissac S (2003) Dynamique spatiale de *Vouacapoua americana* (Aublet), arbre de forêt tropicale humide à répartition agrégée. Lyon: Claude Bernard. 230 p.
115. Traissac S, Pascal JP (2014) Birth and life of tree aggregates in tropical forest: hypotheses on population dynamics of an aggregated shade-tolerant species. *Journal of Vegetation Science* 25: 491-502.
116. Gourlet-Fleury S, Guehl J-M, Laroussinie O (2004) Ecology and management of a neotropical rainforest: lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana: Elsevier Paris.
117. Jesel S (2005) Ecologie et dynamique de la régénération d'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amsh. Caesalpiniaceae) dans une forêt guyanaise. Paris-Grignon.
118. De Foresta H, Charles-Dominique P, Erard C, Prévost M-F (1984) Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise.
119. Charles-Dominique P (2003) Le rôle de la faune sur la régénération forestière naturelle. *Revue Forestière Française* 55: 195-205.

BIBLIOGRAPHIE

120. Julliot C, Sabatier D (1993) Diet of the red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14: 527-550.
121. Forget PM, Sabatier D (1997) Dynamics of the seedling shadow of a frugivore-dispersed tree species in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 13: 767-773.
122. Malcolm JR, Markham A, Neilson RP, Garaci M (2002) Estimated migration rates under scenarios of global climate change. *Journal of Biogeography* 29: 835-849.
123. Baraloto C, Hardy OJ, Paine CET, Dexter KG, Cruaud C, et al. (2012) Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* 100: 690-701.
124. Harms KE, Condit R, Hubbell SP, Foster RB (2001) Habitat associations of trees and shrubs in a 50-ha neotropical forest plot. *Journal of Ecology* (Oxford) 89: 947-959.
125. Roullier C (1997) Segmentation de l'espace forestier : description géomorphologique d'une région naturelle de Guyane.: Univ. Bourgogne, Dijon, ENGREF Kourou. 59 p.
126. Guitet S, Cornu JF, Brunaux O, Betbeder J, Carozza JM, et al. (2013) Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335.
127. Legendre P, Borcard D, Peres-Neto PR (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
128. Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudik M, Chee YE, et al. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
129. Ovaskainen O (2002) Long-term persistence of species and the SLOSS problem. *Journal of Theoretical Biology* 218: 419-433.
130. Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
131. Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of biogeography*: 1-20.
132. Burnett MR, August PV, Brown JH, Killingbeck KT (1998) The Influence of Geomorphological Heterogeneity on Biodiversity I. A Patch-Scale Perspective. *Conservation Biology* 12: 363-370.
133. Meilleur A, Bouchard A, Bergeron Y (1994) The relation between geomorphology and forest community types of the Haut-Saint-Laurent, Quebec. *Vegetatio* 111: 173-192.
134. Scatena FN, Lugo AE (1995) Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steep-land watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* 13: 199-213.
135. Mercante M, Rodrigues S, Ross J (2011) Geomorphology and habitat diversity in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 71: 233-240.

BIBLIOGRAPHIE

136. Tricart J, Cailleux A (1965) *Traité de géomorphologie*. 5^e. P. 1, Géodynamique physique. Le modelé des régions chaudes, forêts et savanes: Soc. d'Éd. d'Enseignement Supérieur.
137. Tricart J (1972) *La Terre, planète vivante*: Presses universitaires de France.
138. Tricart J (1973) La géomorphologie dans les études intégrées d'aménagement du milieu naturel. *Annales de Géographie*: 420-453.
139. Filleron J-C (1995) *Essai de géographie systématique: les paysages du Nord-Ouest de la Côte d'Ivoire*: Université Toulouse le Mirail-Toulouse II.
140. Boulet R. Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants. In: GERDAT, INRA, Muséum, ORSTOM, editors; 1983 4-8 mars 1983; Cayenne. pp. 23-52.
141. Theveniaut H, Freyssinet P (2002) Timing of lateritization on the Guiana Shield: synthesis of paleomagnetic results from French Guiana and Suriname. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 178: 91-117.
142. Ferry B, Freycon V, Paget D (2004) Genèse et fonctionnement hydrique des sols sur socle cristallin en Guyane. *Revue Forestière Française* LV: 37-59.
143. Boulet R, Brugiére JM, Humbel FX (1979) Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sci du sol* 1: 3-18.
144. Hammond DS (2005) Guianan forest dynamics: geomorphographic control and tropical forest change across diverging landscapes. *Tropical forests of the Guiana shield: ancient forests in a modern world*. Wallingford UK: CABI Publishing. pp. 343-379.
145. Thomas MF (2012) Geodiversity and Landscape Sensitivity: A Geomorphological Perspective. *Scottish Geographical Journal* 128: 195-210.
146. Thomas MF (2006) Lessons from the tropics for a global geomorphology. *Singapore Journal of Tropical Geography* 27: 111-127.
147. Graham CH, Moritz C, Williams SE (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 632-636.
148. Nores M (1999) An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography* 26: 475-485.
149. Thomas MF, Thorp MB (1995) Geomorphic response to rapid climatic and hydrologic change during the late Pleistocene and early Holocene in the humid and sub-humid tropics. *Quaternary Science Reviews* 14: 193-207.
150. Hooghiemstra H, van der Hammen T (1998) Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Review* 44: 147-183.

BIBLIOGRAPHIE

151. Hooghiemstra H (1988) Changes of major wind belts and vegetation zones in NW Africa 20 000-5000 yr BP, as deduced from a marine pollen record near Cap Blanc. *Review of Palaeobotany and Palynology* 55: 101-140.
152. Anhuf D, Ledru M-P, Behling H, Da Cruz F, Cordeiro R, et al. (2006) Paleoenvironmental change in Amazonian and African rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 510-527.
153. Freycon V, Krencker M, Schwartz D, Nasi R, Bonal D (2010) The impact of climate changes during the Holocene on vegetation in northern French Guiana. *Quaternary Research* 73: 220-225.
154. Ducrey M, Guehl JM (1990) Fonctionnement hydrique de l'écosystème forestier. Flux et bilans au niveau du couvert et dans le sol. Influences du défrichement. In: Sarrailh JM, editor. *Mise en valeur de l'écosystème forestier guyanais Opération ECEREX*. Paris: INRA, CTFT. pp. 103-136.
155. Brunaux O, Demenois J, Lecoœur N, Guitet S (2009) Directive Régionale d'aménagement - Région Nord Guyane. OFFICE NATIONAL DES FORETS. pp. 300.
156. Huffman GJ, Adler RF, Bolvin DT, Gu G, Nelkin EJ, et al. (2007) The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-global, multiyear, combined-sensor precipitation estimates at fine scales. *Journal of Hydrometeorology* 8.
157. Duan L, Hao J, Xie S, Zhou Z, Ye X (2002) Determining weathering rates of soils in China. *Geoderma* 110: 205-225.
158. Legros JP. Latérites et autres sols des régions intertropicales. In: Montpellier AdSeLd, editor; 2013; Montpellier. pp. 369-382.
159. Fritsch E, Bocquier G, Boulet R, Dosso M, Humbel FX (1986) Transformation systems in a ferrallitic mantle in French Guiana. Structural analysis and representation. *Cahiers ORSTOM, Pedologie* 22: 361-395.
160. Palvadeau E (1998) GEODYNAMIQUE QUATERNAIRE DE LA GUYANE FRANCAISE [PhD]: Université de Brest. 232 p.
161. Warne AG, Meade RH, White WA, Guevara EH, Gibeaut J, et al. (2002) Regional controls on geomorphology, hydrology, and ecosystem integrity in the Orinoco Delta, Venezuela. *Geomorphology* 44: 273-307.
162. LUCAS Y, BOULET R, CHAWEL A. Modalités de la formation in situ de stone Zines en zone équatoriale. Exemple d'une couverture ferrallitique d'Amazonie au Brésil; 1990. pp. 713-718.
163. Fritsch E, Herbillon A, Do Nascimento N, Grimaldi M, Melfi A (2007) From Plinthic Acrisols to Plinthosols and Gleysols: iron and groundwater dynamics in the tertiary sediments of the upper Amazon basin. *European journal of soil science* 58: 989-1006.
164. Mayle FE, Beerling DJ, Gosling WD, Bush MB (2004) Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial

BIBLIOGRAPHIE

- maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 359: 499-514.
165. Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, et al. (2014) Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* 328: 270-281.
166. Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, et al. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 3-35.
167. Tilman D (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology* 75: 2-16.
168. Maes J, Teller A, Erhard M, Liqueste C, Braat L, et al. (2013) Mapping and Assessment of Ecosystems and their Services. An analytical framework for ecosystem assessments under action 5.
169. Ring I, Hansjürgens B, Elmqvist T, Wittmer H, Sukhdev P (2010) Challenges in framing the economics of ecosystems and biodiversity: the TEEB initiative. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2: 15-26.
170. Fisher B, Turner RK, Morling P (2009) Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics* 68: 643-653.
171. Tallis H, Mooney H, Andelman S, Balvanera P, Cramer W, et al. (2012) A global system for monitoring ecosystem service change. *Bioscience* 62: 977-986.
172. Sist P, Picard N, Gourlet-Fleury S (2003) Sustainable cutting cycle and yields in a lowland mixed dipterocarp forest of Borneo. *Annals of Forest Science* 60: 803-814.
173. Sist P, Ferreira FN (2007) Sustainability of reduced-impact logging in the Eastern Amazon. *Forest Ecology and Management* 243: 199-209.
174. Guitet S, Pithon S, Brunaux O, Jubelin G, Gond V (2012) Impacts of logging on the canopy and the consequences for forest management in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 277: 124-131.
175. Lasco R, MacDicken K, Pulhin FB, Guillermo I, Sales RF, et al. (2006) Carbon stocks assessment of a selectively logged dipterocarp forest and wood processing mill in the Philippines. *Journal of Tropical Forest Science* 18: 212.
176. Pinard M, Putz F (1997) Monitoring carbon sequestration benefits associated with a reduced-impact logging project in Malaysia. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 2: 203-215.
177. Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, Alden CB, White JWC (2011) Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 9-17.
178. Stach N, Salvado A, Petit M, Faure J-F, Durieux L, et al. (2009) Land use monitoring by remote sensing in tropical forest areas in support of the Kyoto Protocol: The case of French Guiana. *International Journal of Remote Sensing* 30: 5133-5149.

BIBLIOGRAPHIE

179. Mouillot D, Bellwood DR, Baraloto C, Chave J, Galzin R, et al. (2013) Rare Species Support Vulnerable Functions in High-Diversity Ecosystems. *PLoS Biol* 11: e1001569.
180. Gaston KJ (2010) Valuing Common Species. *Science* 327: 154-155.
181. Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology: second english edition*.
182. Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, et al. (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science* 294: 804-808.
183. Schimel DS, Braswell B, Holland EA, McKeown R, Ojima D, et al. (1994) Climatic, edaphic, and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global biogeochemical cycles* 8: 279-293.
184. Laurance WF, Fearnside PM, Laurance SG, Delamonica P, Lovejoy TE, et al. (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-scale study. *Forest Ecology and Management* 118: 127-138.
185. ter Steege H, ATDN, RAINFOR (2010) Contribution of current and historical processes to patterns of tree diversity and composition of the Amazon. In: Hoorn C, Vonhof H, Wesselingh F, editors. *Amazonia, landscape and species evolution: A look into the past* pp. 349-359.
186. Hoorn C, Wesselingh F, Ter Steege H, Bermudez M, Mora A, et al. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *science* 330: 927-931.
187. Díaz S, Hector A, Wardle DA (2009) Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a side benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 1: 55-60.
188. Stropp J, ter Steege H, Malhi Y (2009) Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32: 46-54.
189. Guitet S, Brunaux O, Granville(de) JJ, S. G, Richard-Hansen C, editors (2015) *Catalogue des habitats forestiers de Guyane: DEAL Guyane*. 120 p.
190. Granville J-Jd (1979) Forest flora and xeric flora refuges in French Guyane during the late Pleistocene and the Holocene. 5th International Symposium Association for tropical biology. Caracas (Venezuela). pp. 47 p.
191. Gourlet-Fleury S, Favrichon V, Schmitt L, Petronelli P (2004) Consequences of silvicultural treatments on stand dynamics at Paracou. In: Laroussinie O, Guehl JM, Gourlet-Fleury S, editors. *Ecology and management of a neotropical rainforest*. Paris: Elsevier. pp. 254-280.
192. Guitet S, Blanc L, Trombe PJ, Lehallier B (2009) Silvicultural treatments in the tropical forests of guiana: A review often years of trials. *Bois Et Forets Des Tropiques*: 7-19.

BIBLIOGRAPHIE

193. Gourlet-Fleury S, Cornu G, J  sel S, Dessard H, Jourget J-G, et al. (2005) Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: a case study from French Guiana. *Forest ecology and management* 209: 69-85.
194. Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
195. Minasny B, McBratney AB (2006) Mechanistic soil-landscape modelling as an approach to developing pedogenetic classifications. *Geoderma* 133: 138-149.
196. Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology letters* 12: 693-715.
197. Strassburg BB, Kelly A, Balmford A, Davies RG, Gibbs HK, et al. (2010) Global congruence of carbon storage and biodiversity in terrestrial ecosystems. *Conservation Letters* 3: 98-105.
198. Catovsky S, Bradford MA, Hector A (2002) Biodiversity and ecosystem productivity: implications for carbon storage. *Oikos* 97: 443-448.

Annexes

Annexe A

p96

Guitet S, Cornu JF, Brunaux O, Betbeder J, Carozza JM, et al. (2013). Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335

Annexe B : Chapitre II-2

p110

Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, Molino JF, Baraloto C (2014). Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* 328:270-281

Annexe C : Chapitre II-3

p144

Guitet S, Péliissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (2015) Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24:1215-1237

Annexe D : Chapitre III-2

p176

Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pelissier R, Sabatier D, Couteron P (in prep). Geomorphic control on rainforest floristic composition: more than a soil filtering effect ? Article en cours de soumission à *Journal of Tropical Ecology*

Annexe E : Chapitre III-3

p220

Guitet S, Freycon V, Ferry B, Brunaux O, Sabatier D, Couteron P (in prep). Using geomorphological descriptors at the regional scale improves precision of soil distribution models under tropical rainforest. Revue visée *Geoderma*

Annexe F

p264

Guitet S, Freycon V. Compte-rendu de la mission pédologique sur le site de la Waki (2014). A paraître dans les *Cahiers Scientifiques du Parc Amazonien de Guyane*

Annexe G

p316

C. Richard-Hansen, G. Jaouen, T. Denis, O. Brunaux, E. Marcon and S. Guitet (on line). Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*

Annexe H : Chapitre IV-2

p330

Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O, Couteron P (soumis en 2015). Spatial structure of above-ground biomass at the landscape scale limits the accuracy of carbon mapping in rainforests. *Plos ONE* – en révision

Annexes

Annexe A

Guitet S, Cornu JF, Brunaux O, Betbeder J, Carozza JM, et al. (2013). Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335

SCIENCE

Landform and landscape mapping, French Guiana (South America)

Stéphane Guitet^{a,b,*}, Jean-François Cornu^{a,c}, Olivier Brunaux^a, Julie Betbeder^a,
Jean-Michel Carozza^d and Cécile Richard-Hansen^e

^aDépartement recherche et développement, Direction Régionale de Guyane, ONF, Cayenne, French Guiana; ^bUMR Amap, INRA, Montpellier, France; ^cUMR 207 Borea, IRD, Paris Cedex, France; ^dUMR Geode, Université de Strasbourg, Toulouse Cedex, France; ^eDirection Etudes et recherches, ONCFS, Kourou, French Guiana

(Received 5 October 2012; Resubmitted 11 March 2013; Accepted 11 March 2013)

In this paper two geomorphologic maps (landform level and landscape level) are presented covering the French Guianan rainforest (84,000 km²) using full-resolution Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) data. The entire country was segmented into 224,000 landform units on the basis of an original object-oriented approach using a modified counting box algorithm. A Principal Components Analysis (PCA) followed by k-means clustering (Ward's method) identified 12 different landform types corresponding to theoretical elementary landforms. The landscape map was generated by analyzing the spatial distribution of the different landform types. The different maps and models were compared with topographic field data collected on 92 transects totaling 260 km in length. The object-focused approach is a very efficient method that preserves geomorphologic consistency and discriminates between landforms using simple descriptors that are easily understood by non-geomorphologists. Despite major noise in the data, the landform map proved to be reliable and provided a strong spatial structure for the definition of landscape units. We recommend using the landform map at scales 1: 100,000–1: 250,000. Landscape map, used on a 1:1,000,000–1:2,000,000 scale, enabled us to draw bio-geographical limits in this region and provides exhaustive relief information that usefully supplements the geological map.

Keywords: geomorphology; geodiversity; rainforest; remote-sensing; SRTM; Guiana shield

1. Introduction

Geodiversity, defined by Gray (2004) as 'the natural range of geological, geomorphological and soil features, (...) including their assemblages, relationships, properties, interpretations and systems' is one of the key components that explain biodiversity at different scales in both temperate and tropical areas (Nichols, Killingbeck, & August, 1998; Parks & Mulligan, 2010). Geomorphodiversity, which is part of this geodiversity, and was defined by Panizza (2009) as 'the critical and specific assessment of the geomorphological features of a territory' can therefore be used as a biodiversity indicator for the management of natural areas or for regional planning, in addition to geological data. Geomorphology remains underused in tropical countries, mainly because geomorphologic maps are difficult to produce at a regional scale due to the extended forest cover, insufficiently accurate geological and topographical data, cloud cover on satellite images, and poor field accessibility for data collection

*Corresponding author. Email: stephane.guitet@cirad.fr



and validation. This is particularly true in vast forest areas that consist of gently undulating relief such as the Guiana shield and the Amazon and Congo basins where local and continental geomorphologic information is lacking (Sombroek, 2000).

At the request of the French Guiana public forest manager (ONF: Office National des Forêts) we produced two geomorphologic maps covering the entire country (84,000 km²) using full-resolution Shuttle Radar Topography Mission (SRTM 1 arc sec \sim 30 m) data (see Main Map). The first, a landform map, considers relief forms at the mesoscale using the Dikau taxonomical hierarchy (Dikau, 1990), i.e. *mesoforms* of about 10⁶ m². The second, a landscape map, considers relief-form associations at the macrorelief scale in the same taxonomy, i.e. *macroforms* of about 10⁹ m². The purpose of generating these maps is to evaluate the geodiversity of natural areas that are potentially threatened by mining activities and require protection by law.

2. Study area

French Guiana is located in the eastern Guiana Shield between the Oiapoque and Maroni rivers. The soils on this ancient, heavily eroded Precambrian shield (more than 1.9 Gyr old) are highly evolved, thick and chemically poor (Ferry, Freycon, & Paget, 2004). They have developed on volcanic, plutonic and metamorphic materials of the Paleoproterozoic age that are spatially organized in successive belts parallel to the Atlantic coast and to the rear of younger coastal sedimentary formations (Delor *et al.*, 2003). The country's relief may be described as fairly flat, rarely exceeding 200 m, slightly tilted to the north-east, and dissected by an extremely dense network of rivers (Filleron, Le Fol, & Freycon, 2004). This monotonous area nevertheless features some isolated hills and inselbergs, with both tabular and linear relief. Most of these feature in three mountain chains that are parallel to the coast and frame three planer areas (see Paget, 1999 in Figure 3): (I) in the southern Tumuc Humac massif, inselbergs such as Mitaraka Mount reach an altitude of more than 650 m – detailed accounts of the geomorphology and geology of rock outcrops in this area are provided by Hurault (1963); (II) in the southern peneplain, rivers flow from the south through typical ‘demi-orange’ relief (Gruau, Martin, Leveque, Capdevilla, & Marot, 1985; Teixeira, Taasinari, Cordani, & Kawashita, 1989); (III) the Inini-Camopi Massif corresponds to the highest (up to 830 m) and is associated with river network deflexion to the east and west; (IV) the Central Massif (also called the central peneplain) runs from north of the fourth parallel to the Northern chain (V) and is associated with volcano-sedimentary rock often covered by lateritic duricrust that protect the highest relief of about 500 m (Choubert, 1957); and finally (VI), the coastal area which is a 15- to 20-km strip of lowland characterized by enlarged flat wetlands between lowered multiconvex reliefs. Inland areas are covered by almost continuous tropical rainforest that is one of the last of its kind to be almost undisturbed by recent human activity (Hammond, 2005). Natural habitats show slight variability and high species diversity, including 1600 tree species according to most recent estimates (Molino *et al.*, 2009). The tree community is consequently complex, often with more than 150–200 species per hectare (Sabatier *et al.*, 1997).

Previous studies of the geomorphology of French Guiana mainly considered the local scale (Filleron *et al.*, 2004; Paget, 1999). The only regional study (Boyé, Brasseur, Réaud, Cabaussel, & Menault, 1979) was based on an expert approach and the corresponding report does not provide any methodological details on the geomorphologic classification employed.

3. Material and methods

3.1. Landform mapping

The landform map was computed from full-resolution SRTM data produced by NASA (Farr *et al.*, 2007). As forest canopy height shows only small natural variations compared to the vertical

accuracy of the data (Bourgine & Baghdadi, 2005), we used this derived digital elevation model (DEM) as a digital terrain model (DTM).

The entire country was segmented into 224,000 landform units using a novel object-focused approach based upon a modified counting box algorithm. The landform is the central object in our geomorphologic characterization and is defined as an interfluvium bounded by relatively low-lying areas (thalwegs, passes and saddles) and organized around a more or less salient ridge-line. These high and low structuring lines are identified by computing local fractal dimensions (Shen, Zhou, Li, Shen, & Yang, 2001). By applying an appropriate multiplication factor to the DEM, this method tends to represent a theoretical convex relief as linear patterns in a cube-like window, corresponding to a fractal dimension of less than 2, whereas theoretical concave relief tends toward a fractal value of 3 (Taud & Parraut, 2005). A threshold value is then calibrated to delineate landform unit boundaries. This calibration is based on previous manual segmentation (2007–2008) for purposes of a forest management plan. This huge training area (27,135 km²) enabled us to calibrate the multiplication factor (100) and the fractal value threshold (2.75) using a map-curve test (Hargrove et al., 2006), a ROC-curve test (Sing, Sander, Beerenwinkel, & Lengauer, 2005) and a visual comparison. Seventeen topographic descriptors are computed for each landform unit. These include classical descriptors such as size, elevation [minimum, maximum, range], slope [mean and standard deviation] and a wetness index [hydromorphic area rate], but also novel descriptors describing landform per percentile slices and detailing shape complexity [gravitus coefficient for highest and lowest slices], vertical shape [elevation between different slices], flattening [ratio of flat area (slope < 5%) for highest slice], plan shape [area ratio between different slices]. A Principal Components Analysis (PCA) was performed on the landforms and PCA scores were subjected to k-means clustering (Ward's method) to identify 12 different landform types corresponding to the theoretical elementary landforms.

3.2. Landscape mapping

The landscape map was generated by analyzing the spatial distribution of the different landform types. This analysis was conducted in five steps. First, the territory was manually segmented by an expert, based on the landforms' spatial distribution, i.e. boundaries were drawn around regions considered to be homogenous based on repeated patterns or dominant types, and thus defining relief units, also called regions. In a second step, 3 local indices were computed from the landforms map on 1.5 × 1.5 km sliding windows: (i) the Shannon-Weaver index indicating local diversity of the landform types; (ii) the contagion index indicating the aggregation level of the landform types (McGarigal, Cushman, Neel, & Ene, 2002); and (iii) the majority index indicating the local dominant landform type (O'Neill et al., 1988). Thirdly, each boundary in the manual segmentation was compared with spatial distributions of the 3 indices for validation. If an inconsistency was noted, the regions' segmentation was canceled or modified in accordance with the spatial variability of the indices. Then, another Principal Components Analysis was performed with 14 variables computed for each region (average Shannon-Weaver index, average contagion index and relative proportions of the 12 different types). Based on these results, a Hierarchical Cluster Analysis was used to assign a natural landscape type to each unit. Finally, permutation tests were used to compare landform type frequencies in the different landscapes with a neutral hypothesis and considering the relative proportions of all types in order to highlight significant relations between landscape categories and landform types.

The entire process has been summarized in a work chart (Figure 1) and an extract of the resulting landforms map is shown (Figure 2 and Main Map).

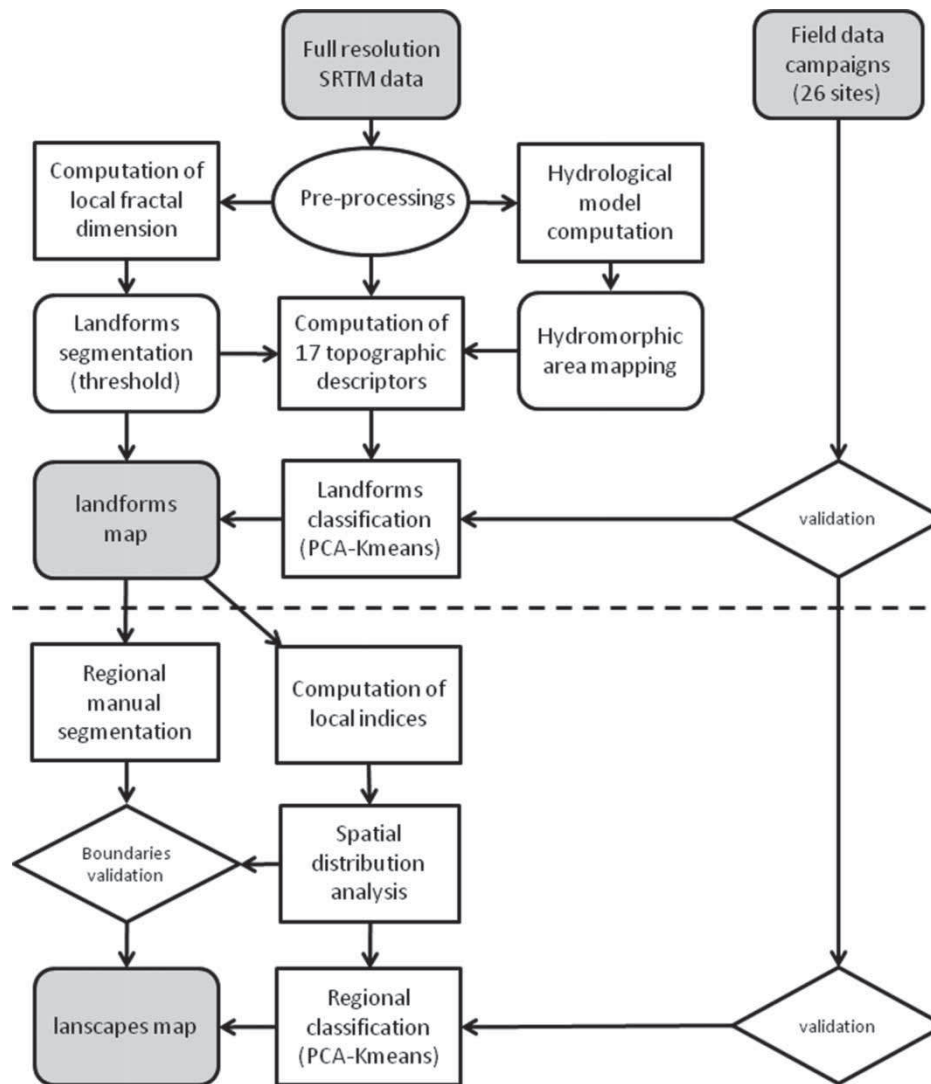


Figure 1. Work chart.

3.3. Validation

The different maps and models were compared with topographic field data collected on 92 transects totaling 260 km in length. These data, including natural habitat descriptions, topographic profiles, and soil types, were collected at 24 sites across French Guiana and thus reflect its geographic and ecological variability (Figure 3). Habitat descriptions were used to validate the hydromorphy index. Slope, elevation and topographic position occurrence measured on the transects were used to interpret landforms and landscape classes. A Garmin global positioning system receiver (60CSX) was used to geolocate the data. Slope angles and distances were measured using a Vertex laser rangefinder.

4. The geomorphologic map

The object-focused approach is a very efficient method that preserves geomorphologic consistency and discriminates between landforms using simple descriptors that are easily understandable

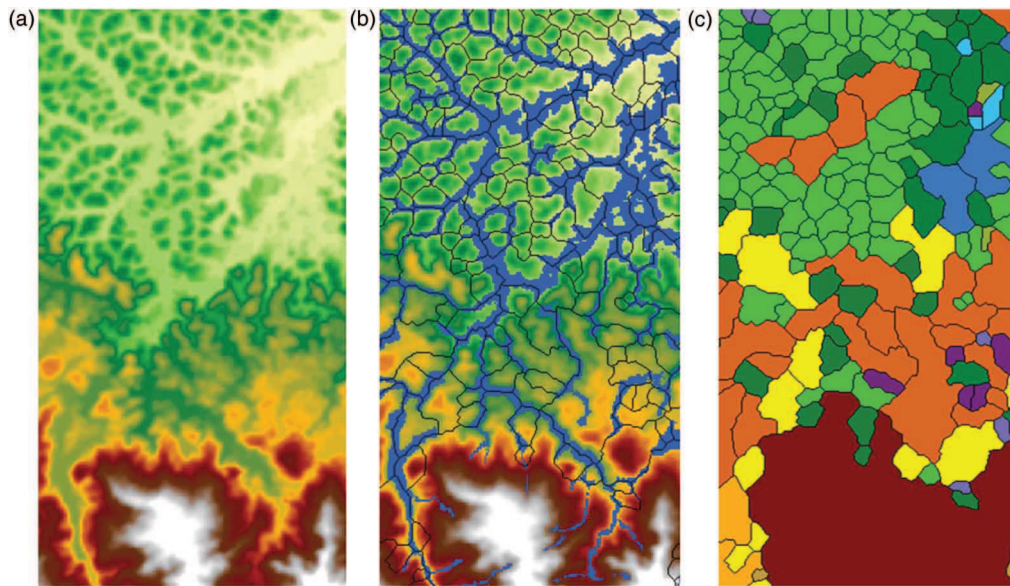


Figure 2. The three steps in landform mapping (current map).

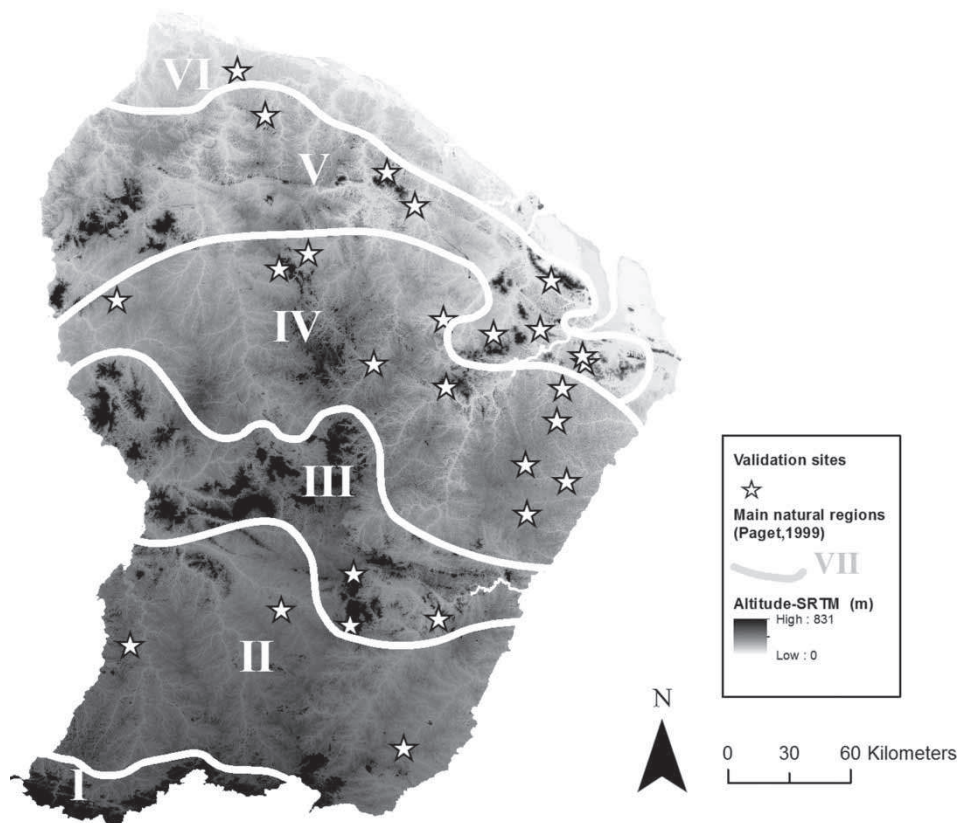


Figure 3. Field-site location and main geographic regions from Paget (1999).

Table 1. Landform type main descriptors (mean \pm standard deviation) and interpretation.

Type	Size (km ²)	Altitude range (m)	Altitude base (m)	Hillside slope (%)	Uphill flattening (% area)	Hydromorphic Index (% area)	Number of landforms	Description of type
1	>0.5	40–60	60–150	10–15	10–30	<40	23 819	Large-size flattened relief
3	<0.5	<20	0–100	0	60–100	50–100	5 777	Small-size and flat wetland (very similar to 11)
4	<0.5	40–60	0–100	15–22	<10	<40	33 223	Small-size rounded hill
5	<0.5	40–60	100–200	12–20	10–30	<40	35 330	Small-size flattened hill
6	<0.5	20–35	90–170	7–15	15–45	20–50	18 587	Lowered half-orange
7	>1	100–150	70–200	>20	<10	<40	6 458	Large-size and high hill
8	>2	>150	70–200	>20	<10	<40	1 101	Very large and high hill to mountain
9	<0.5	25–40	40–100	10–15	10–20	20–50	36 195	Half-orange (typical)
11	<0.5	<20	0–100	0	60–100	50–100	2 946	Small-size and flat wetland (very similar to 3)
12	<0.5	20–30	0–100	5–9	20–60	40–80	14 078	Wet hillock (low base-level)
13	<0.5	20–30	100–200	7–12	20–60	20–60	18 673	Wet hillock (high base-level)
14	>0.5	10–40	0–100	0–5	60–100	50–100	4 424	Large-size flattened and wet relief
15	>0.5	60–90	60–150	15–25	<10	<40	23 705	Large-size and rounded hill

by non-geomorphologists: horizontal and vertical dimensions (size and range), landform position relative to the regional base level (base altitude), vertical profile (mean hillside slope and uphill flattening) and drainage density (hydromorphic rate).

The main descriptors used for landform interpretation are given in Table 1 and Figure 4.

Despite substantial noise in the data due to the small size of the landform units, discretization of variables in percentiles and relatively poor accuracy of the DEM, the landforms map obtained is consistent with previous expert-based descriptions (Boyé et al., 1979; Choubert, 1957). Its strong spatial structure (Moran index: z-score 123.47 – p -value <0.001) provided a solid basis for the definition of landscape units (called regions).

The landform type distribution analysis resulted in the identification of 82 regions. The Hierarchical Cluster Analysis then classified these into 12 landscape types that were subsequently grouped into five main categories based on Migon (2009) typology as they predominantly developed on crystalline rock: plain landscapes (AA, AB, AC); typical multi-convex landscapes (B, I, J); multi-concave and joint-valley landscapes (C,D); more or less dissected plateaus (E,F,G) and all-slopes topography (H).

Landform types 7 and 8, which were spatially correlated and frequently associated with type 15, corresponded to the highest relief (>100 m) and fit with landscape type H. These ‘small mountains’, found on ultra-basic to alkaline vulcanite in the northern part of French Guiana, are usually capped by lateritic soils on their summits, protecting them from erosion. They also include the highest chain of inselbergs that runs toward the southern boundary and prolongs the backbone of the Tumuc-Humac region. Table 2

Very flat landforms (types 11, 14, 3 and 12) are mostly found in the coastal region and along the main rivers. They include large marshy or swampy areas, and seasonal-flood terraces. They fit with the old coastal plain landscapes (type AA, AB, AC).

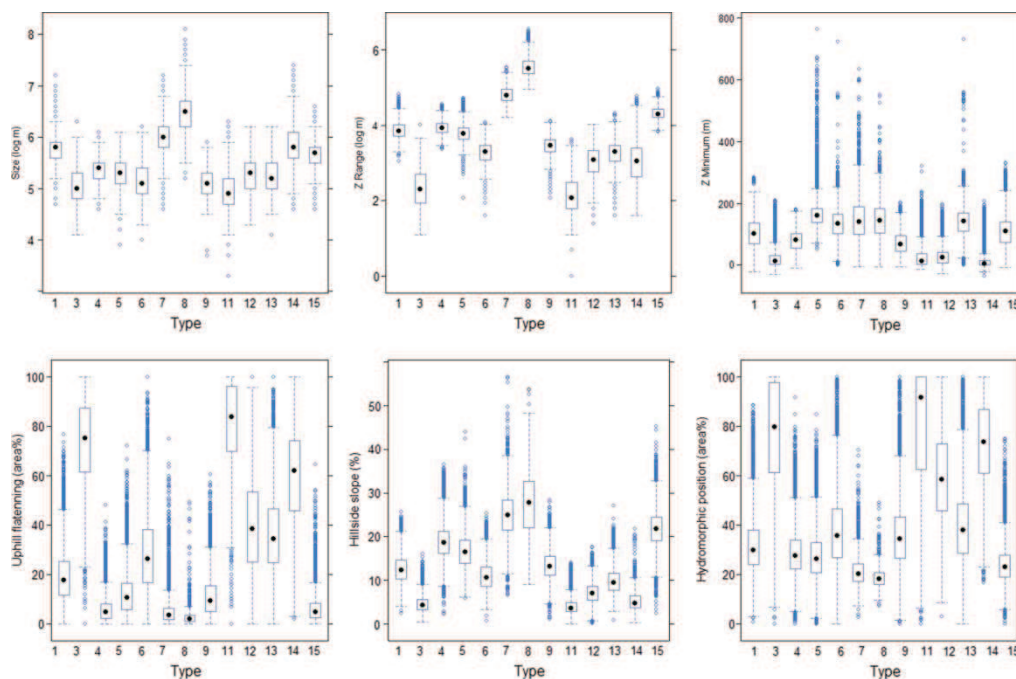


Figure 4. Box-plot of the six main landform descriptors (mean \pm standard deviation): size, altitude range, altitude minimum, uphill flattening, hillside slope, hydromorphic area rate.

Table 2. Landscape descriptions and significant relations with landform type (bipartite permutation-test: $+++p > 0.99$, $++p > 0.95$, $+p > 0.01$, $-p < 0.05$) in gray the closest relation (resulting from Discriminant Analysis).

Code	Landscapes short description	Landscape type based on Migon typology (2006)	Significant association with landform types													
			14	3	11	12	9	4	1	13	6	5	15	7	8	
AC	Coastal flat plain	Plain	++	++	++	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
AA	Coastal plain with low reliefs	Plain with residual hills	++	++	++	++	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
AB	Plain with residual reliefs (back-coastal)	Plain with residual hills	++	++	++	++	++	—	—	—	—	—	—	—	—	
C	Low hilly area and large valley	(Low) joint-valley landscape	—	++		++	++	++	++	++	—	—	—	—	—	
B	Complex hilly area	Hilly multiconvex × landscape		++	+	++	++	++	++	++	—	—	++	++	—	
J	Regular pattern hilly area	Hilly multiconvex × landscape	—	—	—	—	++	++	++	++	—	—	++	—	—	
I	Penplain with moderate hill	Hilly multiconvex × landscape	—	—	—	++	++	++	++	++	++	++	—	—	—	
D	Inland plain	(Close) multiconcave landscape	—	—	++	—	—	++	++	++	++	++	++	—	—	
E	Moderate plateau with inselberg	Plateau	—	—	—	—	—	—	++	++	++	++	++	—	—	
F	Hilly plateau with inselberg	(Dissected) plateau	—	—	—	—	—	—	++	++	++	++	++	++	—	
G	High dissected plateau	Dissected plateau	—	—	—	—	++	++	—	—	—	—	++	++	—	
H	High hill and ‘mountain’	All-slopes topography	—	—	—	—	—	++	++	++	++	++	++	++	++	

Landform type 13, which is slightly undulating, was found to be located inland, especially in the 'Waki' basin, a major network of rivers surrounded by very high relief. It forms a novel region (type D) corresponding to a rare, multi-concave landscape that has not been described in the past in French Guiana, and which could indicate the presence of a large eluvial system (i.e. residual deposit after fine weathering products have been washed away).

Landform types 1 and 15 are fairly common and appear to correspond with large and complex forms similar to plateaus and large hills, whereas types 4, 5, 6 and 9 are associated with simple and smaller forms similar to the typical half-orange and resembling a hill shape. Regarding the relative proportions of these types, different landscape types were distinguished in Guiana's large central massif: (a) more or less elevated and dissected plateaus [E, F, G] in the eastern and southern part – (b) smaller and very dissected multi-convex landscapes [B, I, J] in the western and northern part – (c) and occasionally joint-valley landscapes [C] corresponding to an intermediate form in contact with the coastal plain. Spatial and temporal variability in weathering dynamics appears to be a key factor in explaining this landform grading (Thomas, 2006), but this hypothesis needs validation.

5. Conclusions

Thanks to their special design, these two maps are understandable on different scales by non-geomorphologist users, particularly foresters, managers, and other planning stakeholders who need simple indicators in their efforts to take account of geodiversity. These GIS data can also be used as an efficient explanatory factor in ecological research, as demonstrated in a companion study using floristic and faunal data collected on the same field transects (Richard-Hansen et al., 2010).

Given the noise in the original data (that represent the canopy, not the ground), and given the additional noise introduced in the various stages of the analysis, we recommend using these landform maps at scales in excess of 1: 100,000–1: 250,000, not for local studies (i.e. at scales of 1: 50,000 or less). The landscape map based on the landforms analysis should be used on a 1:1,000,000–1:2,000,000 scale. This has enabled us to draw biogeographic limits in this region and provide exhaustive relief information that usefully supplements the geological map. These new data are of considerable value in evaluating the efficiency of the current network of protected areas in French Guiana, and may also serve to guide ongoing ecological surveys (ZNIEFF inventories).

Software

Landforms were computed using Esri ArcGIS. The landscape analysis was performed using Fragstat v2 (McGarigal et al., 2002) and all statistical analyses were performed using R1.9 (<http://www.r-project.org/>).

Acknowledgements

This study was funded by the French Ministry of the Environment ('Ecosystèmes Tropicaux' research project), and by ONF, and EU grants (PO-FEDER 'Habitats'). We wish to thank the French DGA (Direction Générale des Armées) for allowing us to use the full resolution SRTM, and are grateful to Gaëlle Viennois for help with map design.

References

- Bourguin, B., & Baghdadi, N. (2005). Assessment of C-band SRTM DEM in a dense equatorial forest zone. *Comptes Rendus Geoscience*, 337(14), 1225–1234, doi: [10.1016/j.crte.2005.06.006](https://doi.org/10.1016/j.crte.2005.06.006).

- Boyé, M., Brasseur, G., Réaud, G., Cabaussel, G., & Menault, J. (1979). Carte géomorphologique de la Guyane 1:1,000,000 [Geomorphological map of French Guiana 1:1,000,000]. On *Atlas des départements français d'Outre-Mer: 4. Guyane*. Bordeaux-Talence (FR): CEGET Centre d'Etude de la Géographie Tropicale – ORSTOM Office National Scientifique et Technique d'Outre-Mer.
- Choubert, B. (1957). *Essai sur la morphologie de la Guyane* [On the morphology of French Guiana]. Paris: Ministère de l'Industrie et du Commerce.
- Delor, C., Lahondere, D., Egal, E., Lafon, J. M., Cocherie, A., Guerrot, C., et al. (2003). Transamazonian crustal growth and reworking as revealed by the 1:500,00-scale geological map of French Guiana (2nd edition). *Géologie de la France*, 2-3-4, 5-57.
- Dikau, R. (1990, July). *Geomorphic landform modelling based on Hierarchy Theorie*. Paper presented at the 4th Intern. Symposium on Spatial Data Handling, Zürich.
- Farr, T.G., et al. (2007). The Shuttle Radar Topography Mission. *Reviews of Geophysics* 45: RG2004. doi: [10.1029/2005RG000183](https://doi.org/10.1029/2005RG000183)
- Ferry, B., Freycon, V., & Paget, D. (2004). Genèse et fonctionnement hydrique des sols sur socle cristallin en Guyane [Genesis and water regime of soils on a crystalline base in French Guiana]. *Revue Forestière Française, LV*(numéro spécial 2003: connaissance et gestion de la forêt guyanaise), 37–59.
- Filleron, J. C., Le Fol, J., & Freycon, V. (2004). Diversité et originalité des modelés forestiers guyanais [Diversity and originality of the landforms underlying the forests of French Guiana]. *Revue Forestière Française, LV*(numéro spécial 2003: connaissance et gestion de la forêt guyanaise), 19–36.
- Gray, M. (2004). *Geodiversity. Valuing and conserving abiotic nature*. Chichester: Wiley.
- Gruau, G., Martin, H., Leveque, B., Capdevilla, R., & Marot, A. (1985). Rb-Sr and Sm-Nd geochronology of lower proterozoic granite-green stone terrains in French Guiana, South America. *Precambrian Research*, 30, 63–80.
- Hargrove, W.W., Hoffman, F.M., Hessburg, P.F. (2006). Mapcurves : a quantitative method for comparing categorical maps. *Journal of Geographical Systems*, 8:127-208, doi: [10.1007/s10109-006-0025-x](https://doi.org/10.1007/s10109-006-0025-x)
- Hammond, D. S. (2005). *Tropical forests of the Guiana shield – Ancient forest in a modern world*. Wallingford, UK and Cambridge, MA, USA: CABI Publishing.
- Hurault, J. (1963). Recherches sur les inselbergs granitiques nus en Guyane française [Research on uncovered granitic inselbergs in French Guiana]. *Revue de Géomorphologie Dynamique*, 4, 49–61.
- McGarigal, K., Cushman, S. A., Neel, M. C., & Ene, E. (2002). *FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps (Version 2)*. Amherst: Univ. Massachusetts.
- Migon, P. (2009). Are any granite landscapes distinctive of the humid tropics? Reconsidering multiconvex topographies. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 30(3), 327–342.
- Molino, J. F., Sabatier, D., Prévost, M. F., Frame, D., Gonzalez, S., & Bilot-Guérin, V. (2009). Etablissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane Française [List of French Guianan tree species]. Unpublished rapport.
- Nichols, W. F., Killingbeck, K. T., & August, P. V. (1998). The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity II. A landscape perspective. *Conservation Biology*, 12(2), 371–379, doi: [10.1046/j.1523-1739.1998.96237.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.96237.x).
- O'Neill, R. V., Krummel, J. R., Gardner, R. H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D. L., et al. (1988). Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1(3), 153–162, doi: [10.1007/bf00162741](https://doi.org/10.1007/bf00162741).
- Paget, D. (1999). *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais: réflexion méthodologique et application* [Forest ecosystems spatial diversity in French Guiana: method of study and application]. Unpublished Doctorat, ENGREF, Nancy (France).
- Panizza, M. (2009). The geomorphodiversity of the dolomites (Italy): A key of geoheritage assessment. *Geoheritage*, 1(1), 33–42, doi: [10.1007/s12371-009-0003-z](https://doi.org/10.1007/s12371-009-0003-z).
- Parks, K. E., & Mulligan, M. (2010). On the relationship between a resource based measure of geodiversity and broad scale biodiversity patterns. *Biodiversity and Conservation*, 19(9), 2751–2766, doi: [10.1007/s10531-010-9876-z](https://doi.org/10.1007/s10531-010-9876-z).
- Richard-Hansen, C., Guitet, S., Brunaux, O., Jaouen, G., Cornu, J.-F., & Gonzalez, S. (2010). Biodiversité et paysages en forêt guyanaise [Biodiversity and landscapes in French Guiana forest]. GIP-Ecofor-MEEDDM (Ed.), In *Connaissance et gestion des écosystèmes tropicaux: résultats du programme de recherche 2005–2010* (pp. 179–189). Paris.
- Sabatier, D., Grimaldi, M., Prevost, M. F., Guillaume, J., Godron, M., Dosso, M., et al. (1997). The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology*, 131(1), 81–108, doi: [10.1023/a:1009775025850](https://doi.org/10.1023/a:1009775025850).
- Shen, X., Zhou, L., Li, H., Shen, Z., & Yang, S. (2001). A Successive shift box-counting method for calculating fractal dimensions and its application in identification of faults. *Acta Geologica Sinica-English Edition*, 76(2), 257–263.

- Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., & Lengauer, T. (2005). ROCR: Visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics*, 21(20), 3940–3941, doi: [10.1093/bioinformatics/bti623](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bti623).
- Sombroek, W. (2000). Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 30(1), 81–100.
- Taud, H., & Parraut, J. F. (2005). Tri-dimensional parameterisation: An automated treatment to study the evolution of volcanic cones. *Géomorphologie: relief, processus, environnement*, 4, 327–338.
- Teixeira, W., Taasinari, C. C. G., Cordani, U. G., & Kawashita, K. (1989). A review of the geochronology of the Amazonian craton: Tectonic implications. *Precambrian Research*, 42, 213–227.
- Thomas, M. F. (2006). Lessons from the tropics for a global geomorphology. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 27(2), 111–127, doi: [10.1111/j.1467-9493.2006.00246.x](https://doi.org/10.1111/j.1467-9493.2006.00246.x).

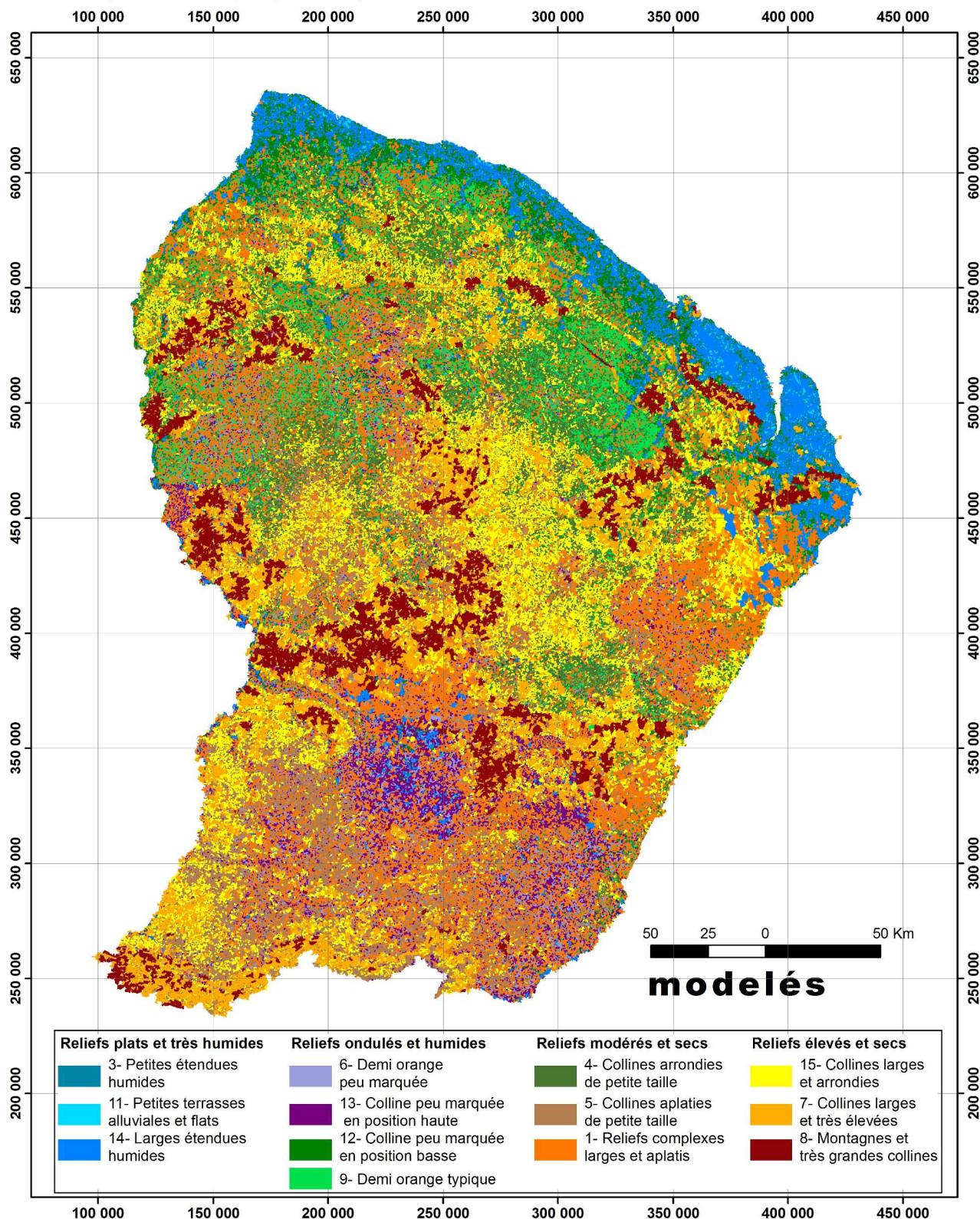
Modelés et paysages géomorphologiques de Guyane française

Stéphane Guitet^{1,2}, Jean-François Comu^{1,3}, Olivier Brunaux¹, Julie Betbeder¹, Jean-Michel Carozza⁴, Cécile Richard-Hansen⁵

¹ ONF, DTRD, DR Guyane, BP 7002, F-97307 Cayenne, French Guiana - ² INRA, UMR Amap, TA-A51/PS2, F-34398 Montpellier Cedex 5, France

³ IRD, UMR Borea, 61 rue Buffon, F-75005 Paris, France - ⁴ Univ. Strasbourg, UMR Géode, 5 Allées A. Machado, F-31058 Toulouse Cedex 1, France

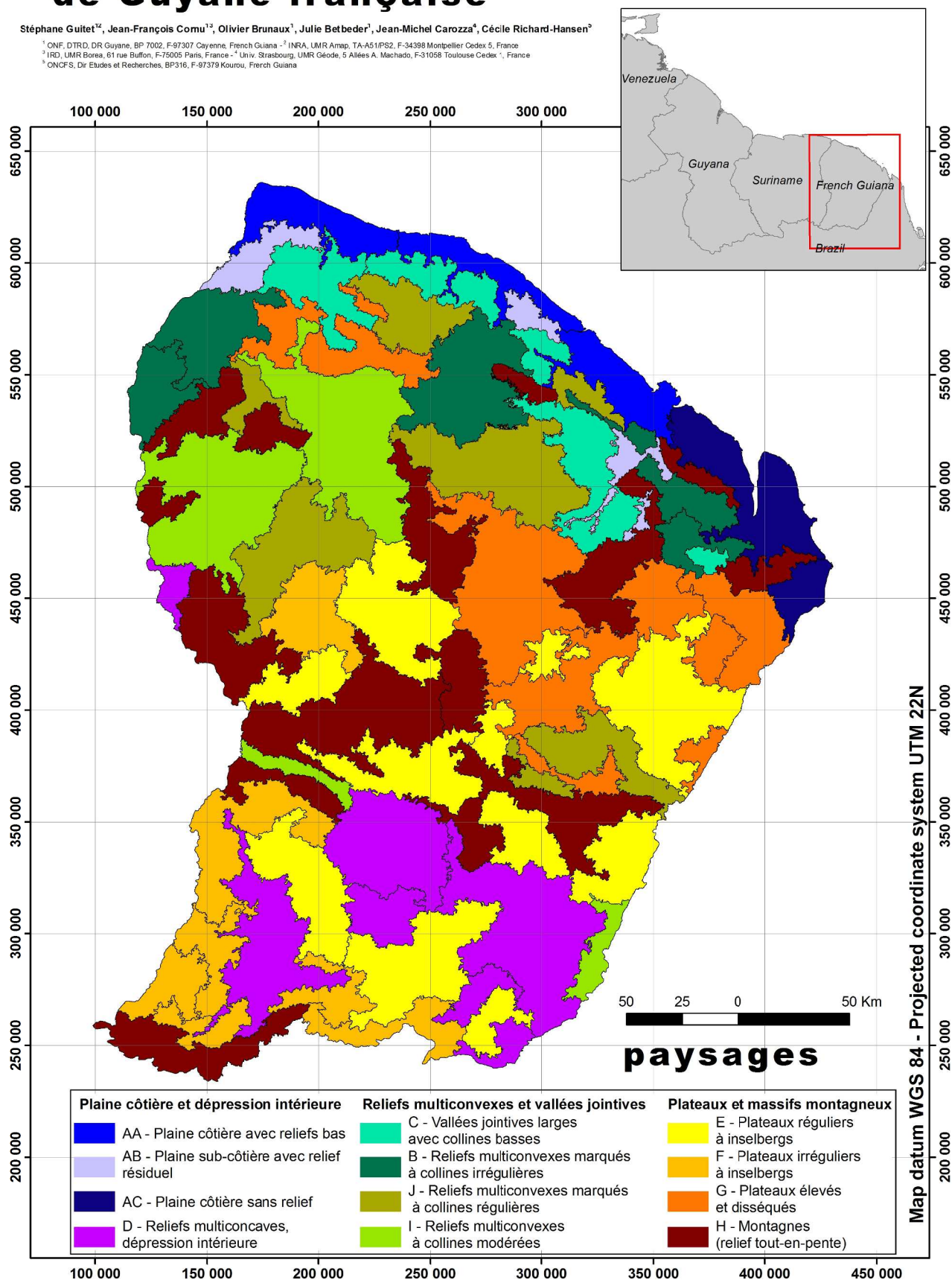
⁵ ONCFS, Dir Etudes et Recherches, BP316, F-97379 Kourou, French Guiana



Paysages géomorphologiques de Guyane française

Stéphane Guitet^{1,2}, Jean-François Comu^{1,3}, Olivier Brunaux¹, Julie Betbeder¹, Jean-Michel Carozza⁴, Cécile Richard-Hansen³

¹ ONF, DTRD, DR Guyane, BP 7002, F-97307 Cayenne, French Guiana - ² INRA, UMR Amap, TA-A51/PS2, F-34398 Montpellier Cedex 5, France
³ IRD, UMR Borea, 61 rue Buffon, F-75005 Paris, France - ⁴ Univ. Strasbourg, UMR Géode, 5 Allées A. Machado, F-31058 Toulouse Cedex 3, France
⁵ ONCFS, Dir Etudes et Recherches, BP316, F-97379 Kourou, French Guiana



Annexes

Annexe B : Chapitre II-2

Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, Molino JF, Baraloto C (2014). Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* 328:270-281



Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty



Stéphane Guitet^{a,b,*}, Daniel Sabatier^c, Olivier Brunaux^a, Bruno Hérault^d, Méline Aubry-Kientz^d, Jean-François Molino^c, Christopher Baraloto^e

^a ONF, Direction Régionale de Guyane, 97307 Cayenne, French Guiana

^b INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^c IRD, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France

^d CIRAD, UMR EcoFoG, 97387 Kourou Cedex, French Guiana

^e INRA, UMR EcoFoG, 97387 Kourou Cedex, French Guiana

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 March 2014

Received in revised form 21 May 2014

Accepted 24 May 2014

Keywords:

Diversity

French Guiana

Tree community

Rainforest

Monte-Carlo process

Landscape scale

ABSTRACT

Analyses of tree diversity and community composition in tropical rain forests are usually based either on general herbarium data or on a restricted number of botanical plots. Despite their high taxonomic accuracy, both types of data are difficult to extrapolate to landscape scales. Meanwhile, forestry surveys provide quantitative occurrence data on large areas, and are thus increasingly used for landscape-scale analyses of tree diversity. However, the reliability of these approaches has been challenged because of the ambiguity of the common (vernacular) names used by foresters and the complexity of tree taxonomy in those hyper-diverse communities.

We developed and tested a novel approach to evaluate taxonomic reliability of forestry surveys and to propagate the resulting uncertainty in the estimates of several diversity indicators (alpha and beta entropy, Fisher-alpha and Sørensen similarity). Our approach is based on Monte-Carlo processes that simulate communities by taking into account the expected accuracy and reliability of common names. We tested this method in French Guiana, on 9 one-hectare plots (4279 trees – DBH \geq 10 cm) for which both common names and standardized taxonomic determinations were available. We then applied our method of community simulation on large forestry inventories (560 ha) at the landscape scale and compared the diversity indices obtained for 10 sites with those computed from precise botanical determination situated at the same localities.

We found that taxonomic reliability of forestry inventories varied from 22% (species level) to 83% (family level) in this Amazonian region. Indices computed directly with raw forestry data resulted in incorrect values, except for Gini–Simpson beta-diversity. On the contrary, our correction method provides more accurate diversity estimates, highly correlated with botanical measurements, for almost all diversity indices at both regional and local scales. We obtained a robust ranking of sites consistent with those shown by botanical inventories.

These results show that (i) forestry inventories represent a significant part of taxonomic information, (ii) the relative diversity of regional sites can be successfully ranked using forestry inventory data using our method and (iii) forestry inventories can valuably contribute to the detection of large-scale diversity patterns when biases are well-controlled and corrected.

The tools we developed as R-functions are available in supplementary material and can be adapted with local parameters to be used for forest management and conservation issues in other regional contexts.

© 2014 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The conservation of biodiversity is one of the major challenges in tropical rainforests (Koh and Sodhi, 2010). To progress in this direction, policy makers and forest managers need practical tools

* Corresponding author at: INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France. Tel.: +33 467615800.

E-mail address: stephane.guitet@cirad.fr (S. Guitet).

to highlight future protected-areas where conservation issues should have priority. Even though genetic diversity represents a fundamental component of biodiversity (Moritz and Faith, 1998), estimating species diversity, i.e., detecting richest or very original (i.e., dissimilar) communities, remains the most tractable method to achieve this objective (Myers et al., 2000).

Clearly, a complete census of biodiversity, including different plants and animals groups, is usually impossible for almost any operational project especially in mega-diverse regions (Landeiro et al., 2012). Instead, practical biodiversity indicators have often been proposed, based on a single group or on a reduced subset of surrogate study groups (Kessler et al., 2011) or on a simplified para-taxonomic assessment (Basset et al., 2004). Among these indicator-groups, tree composition data are widely collected in tropical forests and as a consequence are frequently used for large scale diagnostics (e.g., ter Steege et al., 2006, 2013; Stropp et al., 2009). Moreover, even if tree species communities probably do not provide the most efficient surrogate for overall biodiversity (Kessler et al., 2011), most of assessments about biodiversity in tropical forest are already made with tree species communities, given their clear linkages with at least some other taxonomic groups and with important ecosystem functions such as primary production. ... Nevertheless, even for tree communities, installing botanical plots and collecting vouchers in tropical forest requires fastidious and expensive fieldwork, in addition to the contributions of a limited number of taxonomists (Baraloto et al., 2013). Therefore, as well as for the other biological groups, tree communities data are mostly limited to forest sites intensively monitored for research purposes and rarely replicated or applied on operational scales for forest management, i.e., hundreds or thousands of hectares (Kessler et al., 2011). As a result, practitioners and managers have to find alternative methods like “rapid assessments” (Higgins and Ruokolainen, 2004), to evaluate tree diversity and changes in community composition at larger scales.

Large scale forestry surveys based on common names from vernacular sources represent a promising source of data to estimate trees' diversity because of their large coverage and low cost (ter Steege et al., 2000). Forestry surveys have already been used in various contexts to investigate community originality (beta-diversity) and local diversity patterns (alpha-diversity) at both continental and regional scales (e.g., ter Steege, 1998; ter Steege et al., 2006; Rejou-Mechain et al., 2008; Emilio et al., 2010; Fayolle et al., 2012; Moscoso et al., 2013). However, the reliability of these approaches is rarely evaluated, despite the ambiguity of the common names used by foresters and the complexity of tree taxonomy in tropical forests (Lacerda and Nimmo, 2010; Gomes et al., 2013). For example, in Central Africa, the reliability of commercial inventories was estimated to be lower than 62% for species rank and 76% for family rank (Rejou-Mechain et al., 2011). In Amazonia, to evaluate tree diversity and distribution patterns, some authors have assumed that more than 95% of trees in forestry surveys are correctly identified to genus rank (ter Steege, 1998; ter Steege et al., 2006), whereas other authors measured that less than 80% of trees can correctly be identified at this rank (Hawes et al., 2012).

Throughout the tropics, common names used in forestry surveys mix different local languages and dialects. Whatever their origin, these vernacular names are generally related to traditional uses and to physiognomy but rarely to taxonomical criteria (Oldeman, 1968; Rollet, 1980; Kvist et al., 1995; Wilkie and Saridan, 1999). Despite this intrinsic heterogeneity, the common nomenclatures have been empirically and gradually normalized by local forest services to refine commercial inventories and especially for national scale surveys facilitated by FAO since the 1970s (Clément, 1978). Modern forestry surveys therefore include valuable taxonomic information to address production issues (commercial volumes, biomass) and to examine floristic composition

(Couteron et al., 2003; Rejou-Mechain et al., 2011). Nevertheless, errors and biases need to be better understood in order to control uncertainties associated with these kinds of data. This is especially true in Amazonia where species are often lumped or, on the contrary, split in parataxonomic nomenclatures used by communities and foresters. For example in Acre only 50% of the common names are unique to a single taxonomic species (Baraloto et al., 2008). A simple method that could correct these errors and these biases would be very useful to improve biodiversity measurement by integrating forestry inventory data with true taxonomic surveys.

French Guiana is a particularly favorable context to study this issue for Amazonia and to develop this kind of approach (e.g., Aubry-Kientz et al., 2013). The tree flora is quite well-known due to a high collecting effort (Haripersaud et al., 2010; ter Steege et al., 2013). Despite this effort, the geographical coverage of existing botanical plots network remains insufficient to perform a clear practical mapping of floristic composition. On the other hand, several broad scale forestry surveys are available to complete this network (Brunaux and Demenois, 2003). Moreover, forest nomenclature in French Guiana shares part of its origins with other Amazonian nomenclatures (Hammond et al., 1996) and its study can therefore provide a basis for a larger regional standardization effort.

Here we integrate large scale forestry and botanical inventory data with a novel modeling approach to address three questions: (1) what is the taxonomic reliability of the information contained in the common nomenclature used by foresters in this Amazonian region, (2) what are the resulting uncertainty and bias in the estimates of several diversity indicators using forestry surveys at different scales and (3) can we correct estimates of tree alpha and beta diversity from forestry surveys using appropriate statistical methods?

2. Material and method

2.1. Study area

French Guiana covers 85,000 km² in the East of the Guiana Shield, between the Brazilian state of Amapa and Suriname. Altitude generally ranges between 0 and 200 m a.s.l (mean 140 m) with few mountainous peaks exceeding 800 m. Climate is equatorial with annual rainfall ranging from 4000 mm in the Northeast to 2000 mm in South and West, and a mean annual temperature of about 26 °C. The number of consecutive months with less than 100 mm precipitation (dry season) varies from 2 in the North to 3 in the South with high inter-annual variations. Evergreen rainforest covers more than 90% of the country. The last checklist of trees species (including palms) of French Guiana reports 1581 species from 391 genus and 80 families (Molino et al., 2009). Alpha-diversity of tree communities in northern French Guiana is reputed to be among the highest of the Amazonian region with 10% of all Amazonian species occurring in the 1.3% of surface area represented, and a Fisher's alpha value about 180, far above other eastern Amazonian regions (ter Steege et al., 2003; Saatchi et al., 2008).

2.2. Floristic data

We used four floristic datasets: (i) 30 forestry surveys with floristic determination according to common names localized on the whole French Guiana as shown in Fig. 1 and detailed in supplementary information (Table S11), (ii) a taxa-abundances table provided with the checklist of tree species (Molino et al., 2009) and derived from a large phyto-ecological network scattered over French Guiana, (iii) a subset of 29 one-hectare botanical plots (100 m × 100 m) with taxonomic determination localized close to our forestry surveys

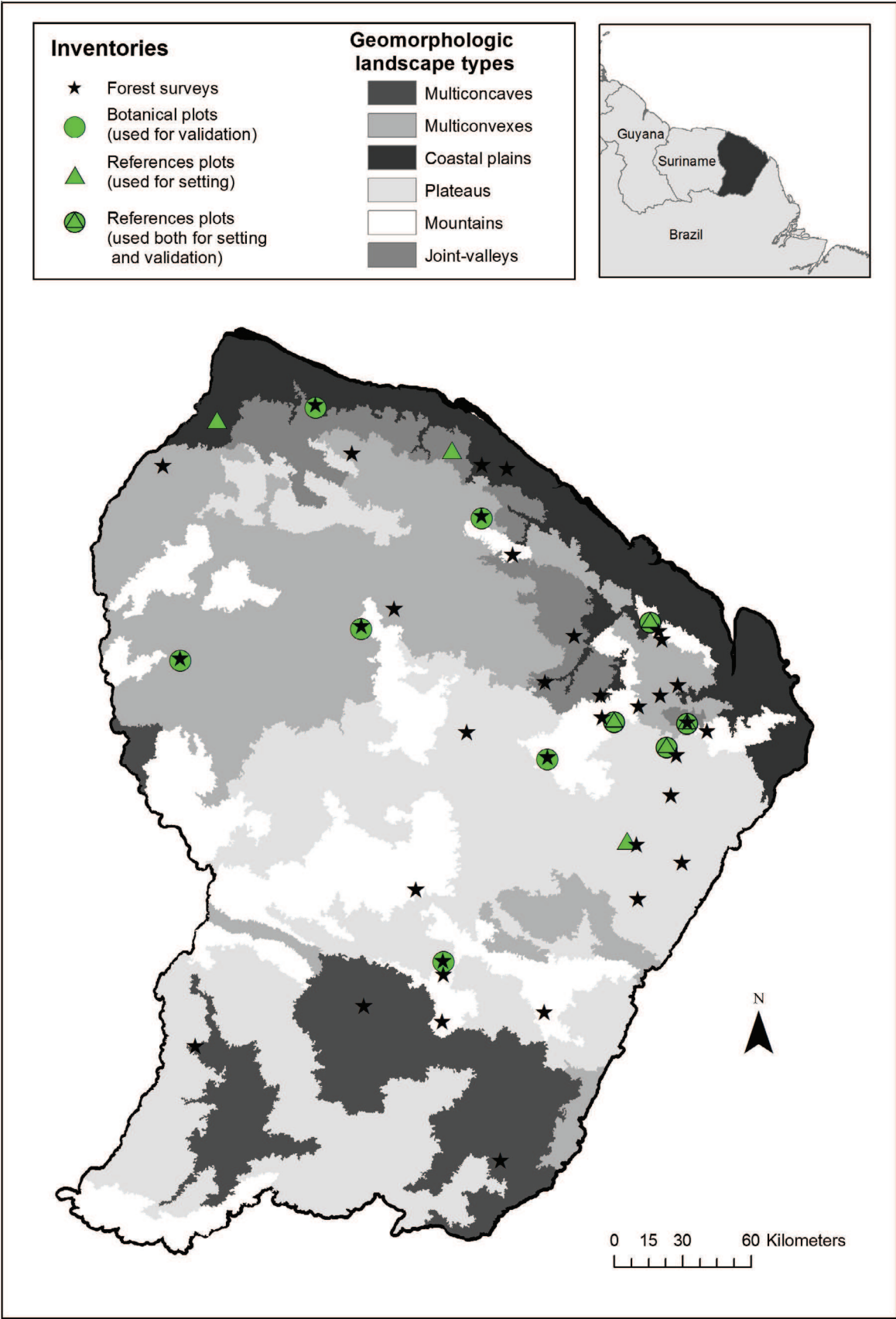


Fig. 1. Forestry surveys and botanical plots location in the main Guianese landscapes.

(Fig. 1) and (iv) a subset of 9 one-hectare reference plots (100 m × 100 m) with both common names and taxonomic determination for all trees (Fig. 1).

1. Forestry surveys have been collected during 2006–2012 by ONF's (French National Agency) fieldworkers whose main activities are pre-harvesting commercial inventories. Ninety-eight line-transects (2.5–3 km long per 20 m large) were inventoried in 30 sites which are homogeneous from a landscape point of view (Guitet et al., 2013) and representative of environmental gradients and vegetation diversity, from low-statured white-sand forests to high-statured terra Firme forests. All trees (including palms) with diameter at breast height (1.3 m; hereafter DBH) above 17.5 cm have been measured and floristic determinations have been assigned using common names (detailed in [Supplementary Information – Table S12](#)). The dataset encompasses 108,650 trees from a total area of 560 ha and is used to estimate diversity indicators at a regional scale (i.e., one site represents about 30 km²). The common nomenclature used by foresters in French Guiana gathers more than 500 different vernacular names that derived from two main languages: “Nengue tongo” and “Créole” vernacular (Oldeman, 1968). The correspondences between names and taxonomy were first studied fifty years ago, and revealed many synonyms (Bena, 1960). During the 1970s, nomenclature has been simplified and normalized to analyze large-scale commercial inventories that required homogeneous data for analyses (Valeix and Mauperin, 1989). As a result, many rarely used names were lumped into more generic and common names. Since this time, common nomenclature continues to change with empirical practices and botanical observations, sometimes adding new names relating to species that are deemed easy to recognize, or pointing out fuzzy and inconsistent relationship especially in very large and complex families (e.g., Lauraceae, Sapotaceae and Annonaceae). The current list contains 243 common names.
2. The taxa-abundances table was derived from a phyto-ecological plot network gathering 75,000 inventoried trees, partly included in the Amazon Tree Diversity Network (Molino et al., 2009). As it proved to be one of the most intensive botanical network in the region and spread over almost the whole territory (ter Steege et al., 2013), we assumed this abundance table is representative of our regional meta-community. However, as 493 very rare species of the checklist had no record ($N = 0$, i.e., species known from French Guiana but not recorded in the phyto-ecological plots), we added them a residual weight ($w < 1$).
3. The 29 one-hectare dataset was obtained by selecting among botanical plots (100 m × 100 m and DBH ≥ 10 cm) included in ATDN for French Guiana, those situated close to our forestry surveys (i.e., <12 km) and on the same landscape type ([Supplementary Information – Table S11](#)). This subset provided *true* diversity measurements to compare with the diversity estimates from forestry surveys at operational scales on 10 of our study sites.
4. The 9 reference plots dataset come from one-hectare plots (100 m × 100 m) on seven sites laying in the main forest landscapes ([Supplementary Information – Table S11](#)) but localized in the more accessible Northern region of French Guiana. This dataset gathers both common and botanical names for 4279 trees with DBH ≥ 10 cm in 100 m × 100 m plots, determined independently during two separate field-missions, except in one case (plot PARM). It is used to test the taxonomic reliability of common names. Five of these plots are located close to large forestry surveys and are also included in the 29 botanical plots dataset.

The family and genus classification follows the Angiosperm Phylogeny Group III findings (APG III, 2009).

2.3. Process to estimate diversity with forestry surveys

Our method is based on the simulation of species occurrence tables. Using a Monte-Carlo scheme we simulate different types of determination errors in forestry surveys, taking into account the taxonomic accuracy of common names. Fig. 2 summarizes the computation process in four steps: (1) formatting nomenclature used in forestry surveys to define the expected taxonomic accuracy of common names, (2) computing taxonomic reliability of the common names taking into account the expected taxonomic accuracy, (3) propagating uncertainty in diversity estimates through simulated communities and (4) computing different diversity indices (i.e., alpha and beta entropy, Fisher-alpha and Sørensen index) and validating the estimates with botanical data.

Step one: formatting nomenclature used in forestry surveys

We based our approach on the most recent reference list (ONF, 2004) updated with recent observations (see [Supplementary Information – Table S12](#)). This list contained 243 common names corresponding to one or several botanical species in the French Guiana checklist. Then we classified common names into four groups (g) of accuracy, according to their correspondence to botanical taxa of the French Guiana checklist: 138 names ($g = 1$) corresponding to one species, 92 ($g = 2$) corresponding to multiple species within a single genus, 12 ($g = 3$) corresponding to multiple species from different genus in the same family. Other names without any precise taxonomic determination ($g = 4$) are considered as “unknown”.

Step two: computing the taxonomic reliability of common names

We used the 4279 trees sampled on the 9 reference plots dataset to compute the *taxonomic reliability* of the common names, i.e., the probabilities that the species, genus and family expected from the common name given by foresters are the ones indicated by the botanists. We noticed $P_t(g)$ the probabilities of a *determination error* at a given taxonomic rank t (1: for species, 2: genus and 3: family) for each group of common names g and approximated these probabilities by the corresponding frequencies of each event in our dataset. This yielded four triplets ($P_1(g)$, $P_2(g)$, $P_3(g)$) for species, genus and family ranks respectively, with $P_1 > P_2 > P_3$. The *taxonomic reliability* can then be defined as $1 - P_t(g)$ according to taxonomic ranks and accuracy groups.

To highlight factors that could influence the error values, $P_t(g)$ has also been calculated for different sub-categories of trees considering their accuracy (groups), their location (plots) and their DBH class. Differences between sub-categories were investigated using linear regression models and ANOVA after verifying assumptions of normality using Bartlett test.

Step three: propagating uncertainty in diversity estimates through simulated communities

At this stage, we simulated community samples using the forestry surveys as input and applied a Monte-Carlo process taking into account the expected accuracy and reliability of common names ($P_t(g)$). First, for each tree i of the forestry survey, with a common name included a group g_i , we sample p_i in a uniform law $U[0, 1]$ and compare it to the $P_t(g_i)$ triplet to simulate a *determination error*. Then, once the type of error was determined, we sampled a random species within the corresponding subset of the taxa-abundances table, using the relative abundance of each species (i.e., $N_{\text{specie}}/\Sigma N_{\text{subset}}$ in taxa-abundances table) as species probability-sampling, as follows:

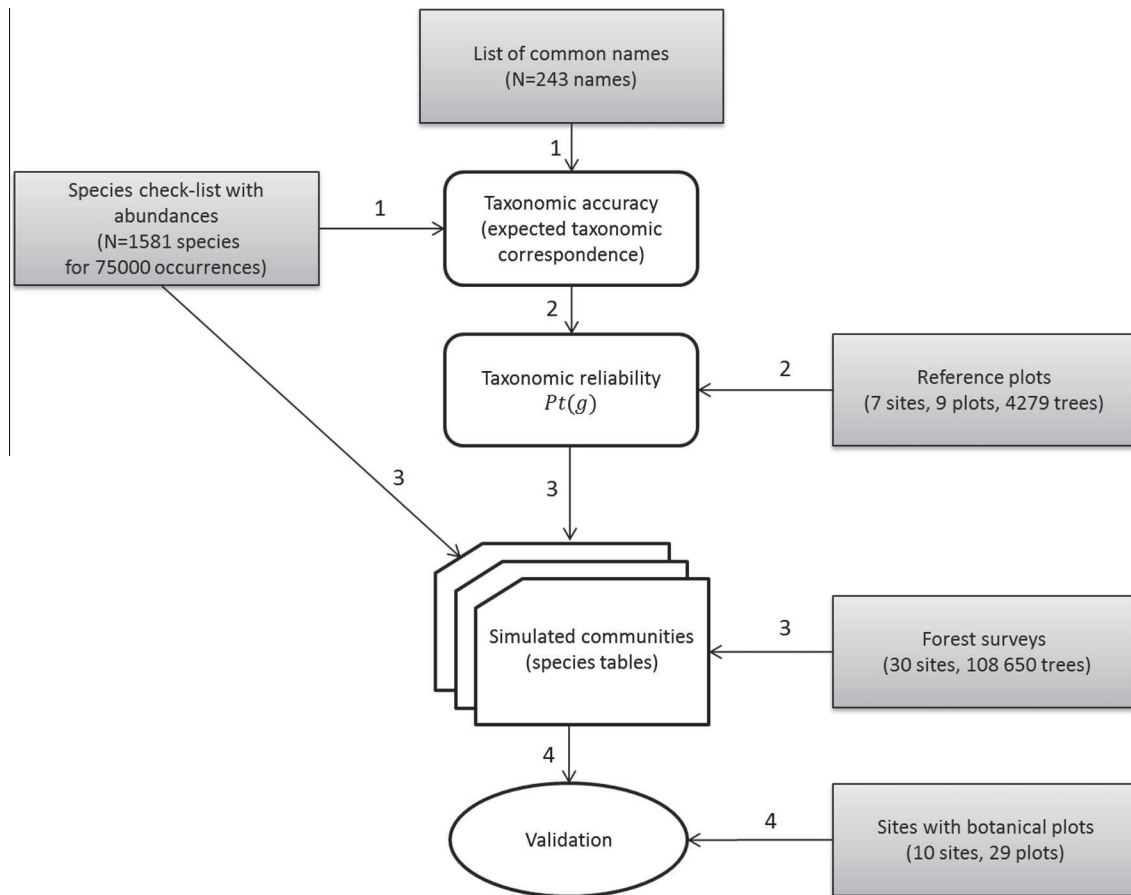


Fig. 2. Methodological framework used to estimate diversity indices by simulating species occurrence tables from forestry surveys: grey rectangular boxes indicate original tables and white rounded boxes indicate deduced parameters used for Monte-Carlo method. Numbers indicate the different steps detailed in the text.

- If $p_i \leq P_3(g_i)$ (i.e., error extra-family), we sampled in the restricted list of species from a different family from what was expected for the common name of tree i ; obviously, in the particular case when name of tree i was included in group 4 (“unknown”), we sampled in all the checklist.
- If $P_3(g_i) < p_i \leq P_2(g_i)$ (i.e., true family but false genus), we sampled in the restricted list of species from the same family but a different genus from what was expected for the common name of tree i .
- If $P_2(g_i) < p_i \leq P_1(g_i)$ (i.e., true genus but false species), we sampled in the restricted list of species that were different from what was expected for the common name of tree i but in the same genus.
- If $P_1(g_i) < p_i$ (i.e., true species) then we used the expected species for the common name of tree i .

In some particular cases, intra-genus error and intra-family error were actually not computable (species alone in its genus or genus alone in its family). To simplify the model we decided in these cases to sample the correct species or the correct genus with some risk of underestimating the species diversity. We also tested other more sophisticated models that introduced different types of extra-family errors (confusion with common and well-known species vs. confusion with rare and unknown species), but as final results were highly correlated with previous ones we chose to apply the simplest one presented here (Supplementary Information Table S13 and Fig. S12).

2.4. Validation phase: test of robustness and accuracy at different scales

This process, yielding the taxa abundances table of a simulated sample, was iterated 999 times to estimate the diversity indicators and their uncertainty. We computed for each simulated table several diversity indices (Table 2) including Fisher’s alpha and the Sørensen similarity, respectively noted α and β , which are long and widely-used indices for practical measurements of diversity (Chao et al., 2005). We also calculated the entropy noted H_s (with the order $n = 0, 1$ or 2 and the part $s = \alpha$ or β) which provide unbiased diversity measures and allow partitioning diversity in a coherent framework (Marcon et al., 2014). The R script we used for all the process is available in supplementary material (Supplementary Information S15).

We first simulated 999 values and verified that means and variances were stabilized after 99 simulations using bootstrapping in the 999 simulations. Then we set the number of iterations to 99 in the final script (Supplementary Information – Fig. S11).

We also tested the robustness of our method by degrading the quality of the two sets of parameters used in the Monte-Carlo method: the table of errors $P_t(g)$ and the taxa-abundance table. First, instead of computing the mean errors probabilities table (P_{mean}) with the nine reference-plots, we computed $P_t(g)$ with only one plot (with the worst error probabilities – noted P_{max}). Secondly, instead of basing our species probability-sampling on the precise abundances table of the species checklist

Table 1

Proportion of each groups regarding levels of taxonomic accuracy in each dataset: in the list of common names (number of names and percentage in bracket), in the reference plots and forestry surveys (number of trees and percentage in bracket).

Taxonomic accuracy	Species	Genus	Family	Unknown
Reference list (common names)	138 (57%)	92 (38%)	12 (5%)	1 ^a (0%)
Reference plots (trees)	1293 (30%)	2557 (60%)	385 (9%)	44 (1%)
Large forestry surveys (trees)	31755 (29%)	69372 (64%)	6801 (6%)	725 (1%)

^a All names without any well-known taxonomic determination are gathered into “unknown”(see also Table SI2).

Table 2

Diversity indicators tested in this study – order indicate the type of metrics used in this indices (0 = based on presence, 1 = based on abundance, 2 = based on concentration).

Diversity indices	Type of diversity	Interpretation and characteristics	References
Fisher's alpha (α)	Alpha	Rarefaction indice widely used and theoretically corrected from sampling bias	Fisher et al. (1943)
Sørensen (β)	Beta	Similarity indice widely used but sensible to sampling bias	Sørensen (1948)
Entropy (nH_s)	Alpha or beta	Order 0 = species richness Order 1 = equivalent Shannon diversity Order 2 = equivalent Gini–Simpson diversity	Marcon et al. (2012, 2014), Marcon and Hérault (2013)

(i.e., $N_{\text{specie}}/\Sigma N_{\text{subset}}$ in taxa-abundances table noted N_{prec}), we used rough abundances classes (i.e., $N[w, 5^0, 5^1, 5^2, 5^3, 5^4]$ noted N_{class}) to simulate the case where species abundances are not available and have to be estimated by an expert (i.e., $N_{\text{specie}} = 625$ for the very abundant species, $N_{\text{specie}} = 125$ for abundant ones, $N_{\text{specie}} = 25$ for common ones, $N_{\text{specie}} = 5$ for uncommon ones, $N_{\text{specie}} = 1$ for rare ones and $N_{\text{specie}} = w$ for very rare). Last of all, we tested different values for w , the residual weight of the very rare species, to simulate different degrees of completeness of the botanical data: a low w value, close to 0, assumes a very complete and representative database while a high value, close to 1, assumes a quite uncompleted database where scarce species are under-sampled.

Then, we compared the different estimates obtained with common names on the 9 reference plots (α , β , nH_s) with actual indices computed with botanical data (α , β , nH_s) in order to test the efficiency of our approach for ranking and estimating. Finally, we applied the tool on 10 validation sites with large forestry inventories to evaluate the method at the operational scale. In order to compare results (rank and estimates) with actual measures and considering the low effective of our reference plots that did not allow testing the normality, we used Spearman rank tests to statistically compare the ranking and regression analysis only to evaluate bias and error of estimates. All analyses were performed in the R environment (R Development Core Team, 2009) and used packages *vegan* (Oksanen et al., 2013) and *entropart* (Marcon and Hérault, 2013).

3. Results

3.1. Reliability of the taxonomic information contained in forestry surveys

Table 3 shows the reliability and determination errors computed on the nine reference plots for groups of common names, considering expected accuracy; and for taxonomic ranks, for all trees and for trees with DBH ≥ 17.5 cm (minimum DBH in our forestry surveys). Reliabilities per site and per DBH class are shown in Fig. 3.

The reliability at the most precise taxonomic rank ($1 - P_t(g)$ with $t = g$) varies between 65% and 84% for all DBH classes and between 72% and 87% for DBH ≥ 17.5 cm (Table 2). In fact, the reliability gradually increases with DBH (Fig. 3): from 55% for DBH < 20 cm to 85% for DBH ≥ 50 cm at the most precise taxonomic rank (taxon level) and, in the same way, from 74% to 93% at the family level.

We tested the DBH class effect with ANOVA using mean probability per groups and considering plots as replicates. We selected data with more than 20 trees to assure the normality of the observed probabilities and verifying the normality of residues. At the taxon level and for trees with DBH ≥ 17.5 cm, the results of ANOVA tests show strong influence of the DBH ($df = 3$, $F = 21.951$, $P < 0.001$) no groups effect ($df = 2$, $F = 0.694$, $P = 0.507$) but a significant plot-effect ($df = 8$, $F = 3.985$, $P = 0.002$) mainly due to the plot where foresters and botanists collected the information at the

Table 3

Probabilities of determination error $P_t(g)$ and taxonomic reliability ($1 - P_t(g)$) computed for the three taxonomic ranks (t) per group of common names' expected taxonomic accuracy (g).

Selected trees	Taxonomic accuracy group (g)	N trees	$P_1(g)$ (error of species)	$P_2(g)$ (error of genus)	$P_3(g)$ (error of family)	$1 - P_t(g = t)$ (reliability at the most precise rank)
All	Species (1)	1293	0.35	0.25	0.14	0.65
	Genus (2)	2557	1	0.34	0.23	0.66
	Family (3)	385	1	1	0.16	0.84
	None (4)	44	1	1	1	0
≥ 17.5 cm	Species (1)	762	0.24	0.14	0.08	0.76
	Genus (2)	1235	1	0.28	0.18	0.72
	Family (3)	209	1	1	0.13	0.87
	None (4)	19	1	1	1	0
≥ 17.5 cm Without plot PARM	Species (1)	662	0.26	0.15	0.08	0.74
	Genus (2)	1072	1	0.30	0.20	0.70
	Family (3)	184	1	1	0.14	0.86
	None (4)	18	1	1	1	0

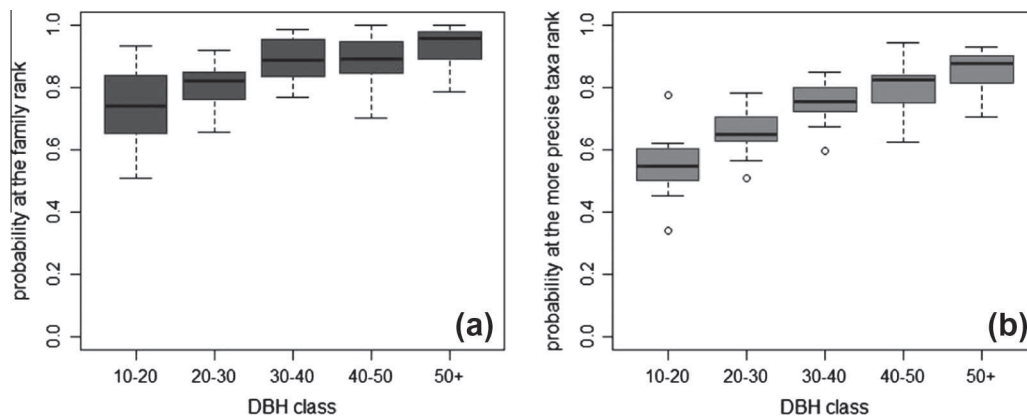


Fig. 3. Taxonomic reliability of forestry surveys using common names (a) at the family rank (reliability is defined as $1 - P_3(g)$) and (b) at the most precise taxonomic level (reliability is defined as $1 - P_t(g)$ with $g = t$) per DBH class and for the 9 reference plots.

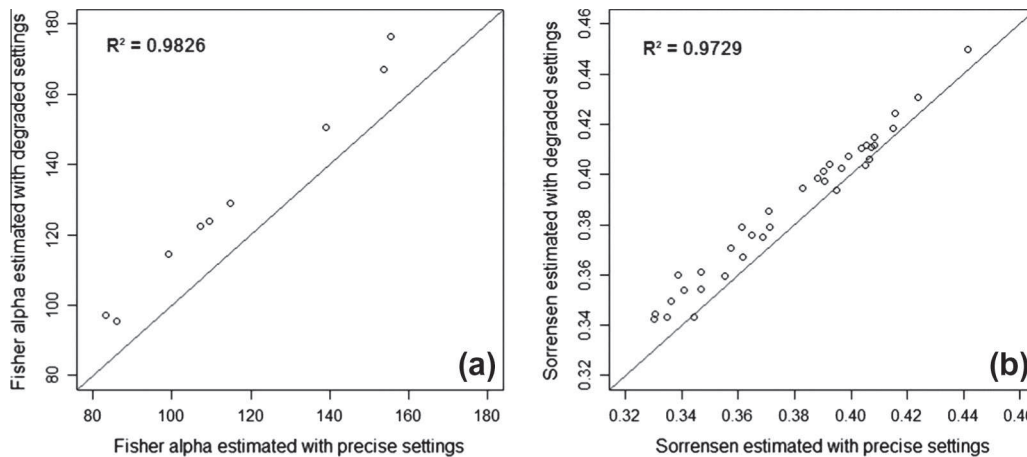


Fig. 4. Correlation between estimates obtained with precise settings ($w = 0.0001$, $P = P_{\text{mean}}$ and $N = N_{\text{prec}}$) and with degraded settings ($w = 0.5$, $P = P_{\text{max}}$ and $N = N_{\text{class}}$) – examples for Fisher-alpha (a) and for Sørensen per pairs of plots (b). Solid line indicate 1:1 relation.

same time (plot PARM – $df = 7$, $F = 2.928$, $P = 0.0221$ when this plot is excluded). The same tests performed at the family rank show significant effects for all factors (respectively $df = 2$, $F = 8.79$, $P < 0.001$ for groups, $df = 3$, $F = 9.195$, $P < 0.001$ for DBH and $df = 8$, $F = 5.121$, $P < 0.001$ for plots) with still lower plot-effect when PARM is excluded from analysis ($df = 7$, $F = 4.257$, $P = 0.0032$).

Thereafter, we applied the probabilities computed without the site PARM (Table 2 – last rows), when applying to the large forestry surveys. As a result, the mean reliability estimated for forestry surveys taking into account the relative abundances of the groups of accuracy (Table 1 last row) and computed with these statistics is estimated at 83% for family level; 70% for genus level; 22% at the species level; and 74% at the most precise expected taxonomic level.

3.2. Test at the local scale on the one-hectare reference plots

The estimated diversity values obtained with the different settings ($P_{\text{mean}}/P_{\text{max}}$, $N_{\text{prec}}/N_{\text{class}}$, w) showed high and significant correlation in all cases ($r^2 > 0.90$ – $p < 0.001$ for all possible pair of results). Estimated ranks are thus well-conserved whatever the parameters we used. However, the most degraded settings (P_{max} , N_{class} , $w = 0.5$) led to increased estimated values (i.e., a higher alpha diversity for all plots and a higher similarity between plots – Fig. 4).

Accordingly, we used in all further analyses the parameters $w = 0.00001$, $P = P_{\text{mean}}$ and $N = N_{\text{prec}}$. The correlation tests between the simulated estimates and actual values are detailed in Table 4.

The table also shows the results that would have been obtained without our correction method (i.e., directly with the common names).

In all cases, the correlation tests with unadjusted estimates were weak ($p < 0.05$) or not significant except for ${}^2H_\beta$ ($p < 0.001$). Most of the correlation tests were greatly improved after using the correction method:

- Spearman rank-test was still not significant for ${}^1H_\beta$, weakly significant ($p < 0.05$) for α and ${}^0H_\beta$, but highly significant for all other indices ($p < 0.001$) such that ranks are well estimated for a majority of diversity measures after correction.
- R^2 are high (> 0.80) and highly significant ($p < 0.001$ or $p < 0.01$) for all H_α and ${}^2H_\beta$ whereas they are lower (< 0.60) and less significant ($p < 0.05$ or $p < 0.01$) for ${}^0H_\beta$, α , β .

However, the absolute values for H_α , α , β are still over-estimated (i.e., positive biases) whereas they are under-estimated for all H_β (i.e., negative biases). The relative mean errors are particularly important for α , β (respectively 55% and 48%). They show opposite patterns between H_β and H_α : higher but decreasing with the order for H_β (from 38% at order 2 to 15% at order 0), and lower but increasing with the order for H_α (from 1% at order 2 to 21% at order 0). The error is particularly strong for one plot (TORT1 – see Fig. 5), for which the common names are the least accurate (we have only family information for 17% of the trees vs. less than 10% on all other plots). The correlations are largely improved for

Table 4

Correlation tests between diversity values estimated from common names and measured from botanical data in the one-hectare reference plots, using Spearman's rank-tests for ranking and linear regression tests for predictions. The first two columns give results for unadjusted estimates (directly with inventory tables) and the last ones give result after using our correction method:

Indice	DF	Without correction		After correction			
		Spearman's rank-test	Adjusted R^2 with F test	Spearman's rank-test	Adjusted R^2 with F test	Bias	Mean absolute% error
$^0H_\alpha$	7	$S = 24^*$	0.44 [*]	$S = 23^{**}$	0.86 ^{***}	22.668	21
$^1H_\alpha$	7	$S = 24^*$	0.55 [*]	$S = 14^{**}$	0.88 ^{***}	0.269	6
$^2H_\alpha$	7	$S = 22^*$	0.65 ^{***}	$S = 4^{***}$	0.85 ^{***}	0.007	1
$^0H_\beta$	7	$S = 62^{ns}$	0.13 ^{ns}	$S = 32^*$	0.49 [*]	−53.611	15
$^1H_\beta$	7	$S = 70^{ns}$	0.28 ^{ns}	$S = 56^{ns}$	0.81 ^{***}	−0.301	26
$^2H_\beta$	7	$S = 8^{***}$	0.79 ^{***}	$S = 2^{***}$	0.82 ^{***}	−0.007	38
α	7	$S = 70^{ns}$	0.32 ^{ns}	$S = 28^*$	0.55 [*]	41.325	55
β	34	$S = 4741^*$	0.17 [*]	$S = 3321^{***}$	0.24 ^{**}	0.111	48

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ^{ns} Not significant.

$^0H_\beta$ and α when this outsider is removed (respectively: adjusted $R^2 = 0.77$ – $p < 0.01$; adjusted $R^2 = 0.92$ – $p < 0.001$).

3.3. Validation at the operational scale on 10 sites with large forestry surveys and multiple botanical plots

Because botanical and forestry surveys have different extent and sampling effort at this scale, we only considered the correlation tests and did not pay attention to biases and absolute

error (Table 5). Despite the sampling differences, all diversity indices, except 0H , showed strong correlation between the botanical measures and the values estimated from forestry surveys after applying the correction method, whereas only $^1H_\beta$, $^2H_\beta$ and β were successful without correction. Similarly to the plot scale, the Spearman rank-test was not significant for $^1H_\beta$, and weakly significant for α , whereas highly significant for all other indices, excepted 0H . As a consequence, site ranks were globally well preserved for a majority of estimated diversity indices after correction. R^2 were

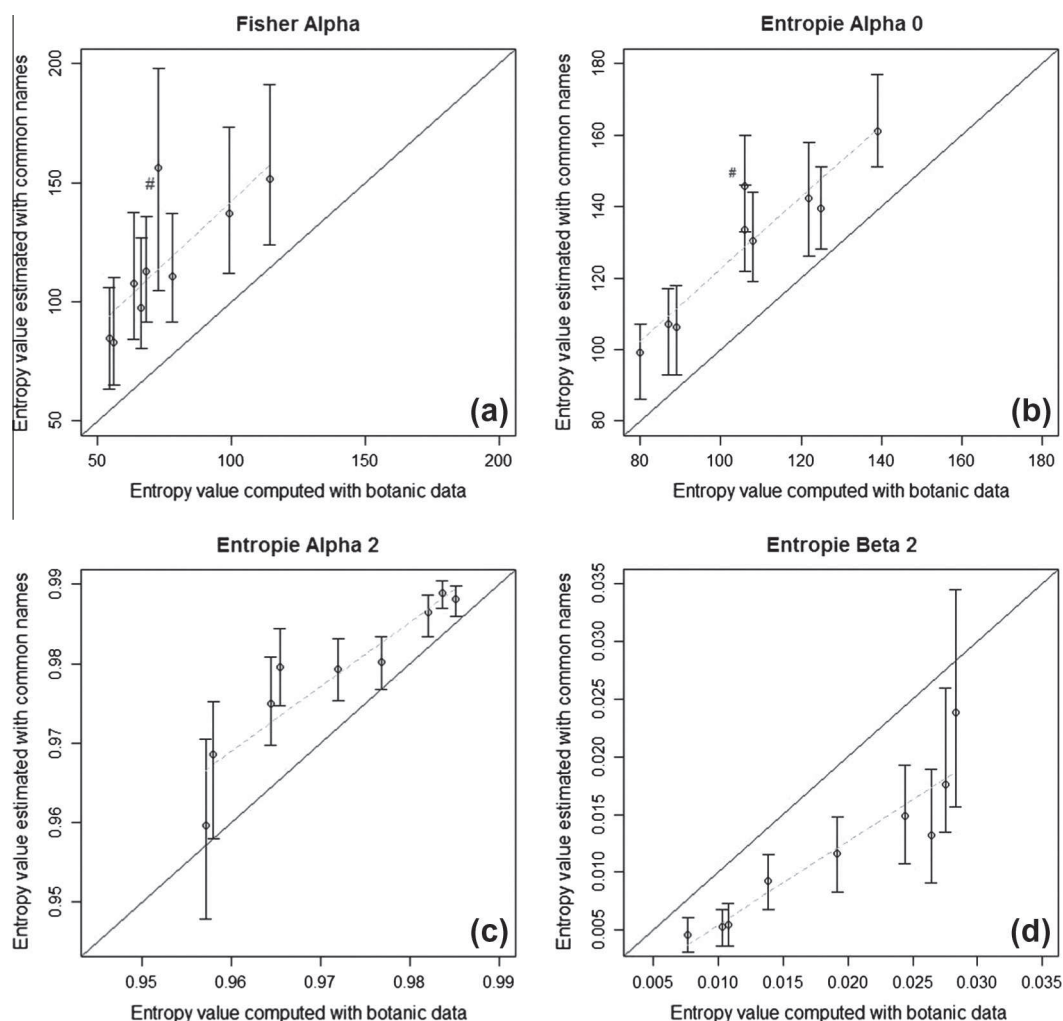


Fig. 5. Correlation between the different diversity indices computed from common names and actual values measured from botanical data on reference plots – solid line indicate 1:1 relation and dashed line indicate fitted regression: for α (a) and $^0H_\alpha$ (b) the correlation is greatly improved once the outlying plot (TORT1 marked with #) is removed. No outliers for $^2H_\alpha$ (c) and $^2H_\beta$ (d).

high (>0.75) and significant ($p < 0.001$) for all H_α and H_β at order 1 and 2 whereas they were lower for α ($R^2 = 0.63$, $p < 0.01$) and β ($R^2 = 0.66$, $p < 0.001$).

Finally, when the method was applied across the whole forestry surveys dataset (Fig. 5), significant differences among sites were detected, especially for alpha and beta entropies of order 2 which had smaller uncertainty (Fig. 6b) than for classical Fisher-alpha and Sørensen indices (Fig. 6a). In both cases, we observed similar patterns relatively to the landscapes classes: all mountainous sites (noted M), exhibited high alpha and low beta diversities, whereas flat lowland sites (noted F) exhibited a higher beta-diversity than other landscapes and a relatively lower alpha-diversity.

4. Discussion

Even if the concept of habitat complementarity has replaced the sole richness-rankings in the current literature on conservation planning, this long-history approach is still widely used in practice to prioritize areas for conservation (e.g., Gotelli and Colwell 2001; Martini et al., 2007). In this paper, we propose a rigorous way to deal with taxonomic problems inherent to the use of forest inventory data for conservation planning. The script developed in the R environment, which is free and widely used in ecological analyses, is provided in supplementary information and contains all necessary functions to apply the correction method to improve the diversity estimates. This method proved to give relevant results compared with botanical data and has the potential to greatly improve the diversity mapping in tropical forest.

4.1. Forestry surveys of tropical forests provide relevant taxonomic information

In French Guiana, common names provide genus-level information with taxonomic reliability of about 70%, which is quite comparable to other published studies. In Central Africa, Rejou-Mechain et al. (2011) found that agreement between forestry surveys and 1107 0.5-ha botanical plots varies between 32% and 67% at the genus level according to the DBH and site conditions. Using 17 0.1-ha plots in central Amazonia, Hawes et al. (2012) reported a similar expected taxonomic resolution as ours for local nomenclature (i.e., 18.4% for species and 59.8% for genus, to be compared to 29% and 64% respectively in our study), but obtained a better reliability for this small sample (i.e., 78.1% for genus level and 97.6% for family vs. 70% and 83% respectively in our study). At the species level, these performances can be compared to the morpho-species classification, commonly employed by botanists with sterile vouchers, whose reliability is evaluated between 52% and 67% (Gomes et al., 2013). Considering these results obtained with well-trained field-workers and precedent references (Baraloto

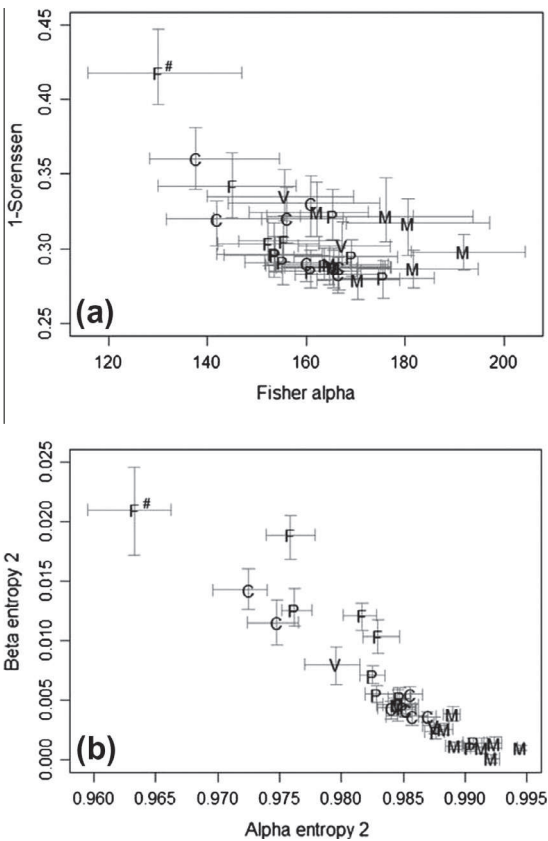


Fig. 6. Comparison of the estimated diversity values obtained from forestry surveys using correction method for alpha and beta entropy at order 2 (b) and for classical alpha-Fisher and Sørensen indices (a) – bars indicate uncertainties – labels indicate dominant landscape on each site (M = Mountains, C = Hills, F = Plains, P = Plateaus, V = Valleys). Mountains show higher alpha diversity values whereas plains express lower alpha diversity but higher beta diversity, especially the site on White sand marked by #.

et al. 2008), we think that the high reliability attributed to some Amazonian forestry surveys, i.e., 95% at the genus level and about 100% for family level (ter Steege, 1998; ter Steege et al., 2006), are overestimated and should be more precisely tested with several reference plots as in our study.

4.2. Alpha and beta diversity can be accurately estimated from forestry surveys using our correction method

As common names often represent multiple species, diversity indices computed directly from forestry surveys are obviously

Table 5
Correlation tests between diversity values estimated from common names on large forestry surveys using our correction method and actual values measured on multiple botanical plots at the same sites, using Spearman's rank-tests and adjusted R^2 .

Indice	DF	Without correction		After correction	
		Spearman's rank-test	Adjusted R^2 with F test	Spearman's rank-test	Adjusted R^2 with F test
${}^0H_\alpha$	8	$S = 102^{ns}$	0.39*	$S = 62^{ns}$	0.31 ^{ns}
${}^1H_\alpha$	8	$S = 92^{ns}$	0.31 ^{ns}	$S = 28^{**}$	0.77***
${}^2H_\alpha$	8	$S = 98^{ns}$	0.06 ^{ns}	$S = 24^{**}$	0.75***
${}^0H_\beta$	8	$S = 212^{ns}$	0.12 ^{ns}	$S = 162^{ns}$	0.08 ^{ns}
${}^1H_\beta$	8	$S = 48^*$	0.78***	$S = 60^{ns}$	0.75***
${}^2H_\beta$	8	$S = 74^{**}$	0.62**	$S = 16^{***}$	0.84**
α	8	$S = 128^{ns}$	0.23 ^{ns}	$S = 28^*$	0.63**
β	44	$S = 3376^{***}$	0.69***	$S = 4020^{***}$	0.66***

* $p < 0.05$.
** $p < 0.01$.
*** $p < 0.001$.
^{ns} Not significant.

poorly correlated with actual diversity measures as shown by the correlation tests at the one-hectare plot scale (Table 4). However, raw forestry surveys data can directly provide quite correct estimates of Gini–Simpson beta-diversity at both local and regional scales. In fact abundant species, which have more weight in this order 2 metric (Pelissier and Couteron, 2007; Marcon et al., 2012), are also well-known by foresters. However using the proposed model to simulate communities improves the reliability at this order and allows for better estimates of alpha-diversities and a complete partitioning of diversity with a correct approach.

The proposed model also provides better diversity estimates and a robust ranking of sites, highly consistent with botanical measurements for almost all diversity indices at regional scale. Despite the mismatch between botanical plots and forestry surveys in extent and location (up to 12 km), we obtained strong correlations between true measures and estimated diversity values after correction (Table 5). The mean values obtained for α at this scale (between 130 and 180) are in accordance with the previous references for French Guiana, i.e., α about 180 for DBH > 10 cm at the species rank (ter Steege et al., 2003; Saatchi et al., 2008) and about 80 at the genus rank for DBH > 30 cm (Stropp et al., 2009). Interestingly, corrected forestry survey estimates showed variation in diversity among sites, congruent with those shown by botanical inventories. For example the highest alpha-diversity values were found in sites situated on low mountains (up to 450 m) in accordance with the “mid-altitude bulge” effect suggested by several authors for rainforests (Eisenlohr et al., 2013; Sanchez et al., 2013). At the opposite, sites on lowlands present lower alpha-diversity values and higher dissimilarity values (beta-diversity). This is especially true for the SABL site on white sands. These highly resources-constrained soils constitute a strong environmental filter, resulting in low diversity and high endemism levels (Fine et al., 2010; Stropp et al., 2011).

Our results confirm that large forestry surveys are best suited to detect large-scale patterns of floristic variation, using metrics that give more weight to abundant species, i.e., Gini–Simpson and all other order 2 metrics (Rejou-Mechain et al., 2011). We also demonstrate that these data can provide valuable estimates, after correction, for other diversity indices which are widely used by ecologists and practitioners (Fig. 5). The same method could also be coupled with functional-traits databases (Ollivier et al., 2007) or with phylogenetic trees (Baraloto et al., 2012) available for French Guiana in order to get an initial estimate of the regional variability from a functional or phylogenetic perspective (ter Steege et al., 2006).

4.3. Model implementation improvement and terms of use

The simple method presented here allows estimating forest tree community diversity on operational scales (i.e., areas of thousands hectares) using forestry surveys with reduced bias. Whereas 1 ha-plots require about 25 person days to be established and inventoried (Baraloto et al., 2013), considerably greater areas can be surveyed during the same duration with forestry workers. As a result, this rapid assessment method may be efficient for prioritizing conservation areas within which more comprehensive botanical sampling could be scheduled.

As common forestry nomenclatures share quite similar structures all over the tropics, we propose that this method could be used in other contexts. Scripts available in the supplementary information can be adapted with local parameters but should be used with caution as several conditions have to be controlled to assure the consistency of the results: (i) biogeographic conditions have to be relatively homogeneous and the fragmentation of the study area has to be limited, to ensure working on the same meta-community, (ii) a sufficiently complete checklist and

quantitative botanical inventories of the local flora should be available to determine the relative frequency of the most common species (at least with coarse abundance classes), (iii) foresters and botanists should have sufficient exchanges in the field to get a clear view on the usual relationship between common names and taxonomy and (iv) common reference plots must be surveyed independently by foresters and botanists in order to quantify the reliability of the forestry surveys regarding taxonomic information. We believe that these conditions exist in many areas, especially in Amazonia where RADAMBrasil surveys provide abundant and precise data that could complete the geographic coverage of tree diversity plots (ter Steege et al., 2006, 2013; Emilio et al., 2010; Moscoso et al., 2013). Such data also exist in forestry concessions adopting certification processes for reduced impact logging (RIL) that require the establishment of permanent monitoring plots (Pokorny et al., 2005). A notable example occurs in Central Africa where large forestry surveys are frequent in certified private concessions (Fayolle et al., 2012).

Our results confirm that forestry surveys can provide tremendous and valuable datasets for improving regional forest management plans and conservation priorities. Moreover it also underlines the complementary nature of forestry surveys and precise botanical sampling. Nevertheless, the absolute values of diversity estimated from forestry surveys are clearly biased, even when using our corrections, especially at the plot scale (i.e., over-estimation for alpha-diversity and under-estimation for beta-diversity indices). Indeed, we did not take into account the spatial auto-correlation due to limited dispersion which causes a local similarity in composition (Condit et al., 2000) at both tree neighborhood and local scales.

Therefore, we believe further improvements could be achieved in several ways. First, additional botanical inventories would not only augment species abundance data, but more interestingly would permit the definition of regional communities, instead of a single meta-community, to adapt the sampling process to each locality. Second, this increase in botanical effort could also provide aggregation indicators in order to reduce biases introduced by spatial auto-correlation. For example, the Monte-Carlo process could be modified using a maximum density indicator for each species, such that random species sampling depends on the precedent samplings. Third, additional reference plots could allow reliability estimates for each common name instead of groups of common names as we were restricted to implement. Continued sampling of tropical forest diversity remains an urgent priority (Feeley and Silman, 2011), and we call for continued collaboration between forestry professionals, botanists and ecologists in this endeavor.

Acknowledgements

We thank French Forest Agency (ONF), the National Park of French Guiana (PAG), ECOTROP and “Guyaspase” BGF program of French Minister for Environment (MEDD/MAAP) and the “Habitats” PO-FEDER program of European Union (UE) for funding this study. We also acknowledge all the field workers and technicians who participated to the forestry surveys and furnished the data, especially Atidong Nano now retired. Special thanks to Maxime Réjou-Méchain for his careful rereading and to two anonymous reviewers for their useful comments.

Appendix A. Supplementary material

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.05.045>.

References

- App, I.L.I., 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161, 105–121. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>.
- Aubry-Kientz, M., Hérault, B., Ayotte-Trépanier, C., Baraloto, C., Rossi, V., 2013. Toward trait-based mortality models for tropical forests. *PLoS one* 8, e63678. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0063678>.
- Baraloto, C., Ferreira, E., Rockwell, C., Walthier, F., 2008. Limitations and applications of parataxonomy for community forest management in southwestern Amazonia. *Ethnobotany Res. Appl.* 5, 77–84. <http://www.ethnobotanyjournal.org/vol5/i1547-3465-05-077.pdf>.
- Baraloto, C., Hardy, O.J., Paine, C.E.T., Dexter, K.G., Cruaud, C., Dunning, L.T., Gonzalez, M.A., Molino, J.F., Sabatier, D., Savolainen, V., Chave, J., 2012. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *J. Ecol.* 100, 690–701. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01966.x>.
- Baraloto, C., Molto, Q., Rabaud, S., Hérault, B., Valencia, R., Blanc, L., Fine, P.V.A., Thompson, J., 2013. Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: a comparison of field inventory methods. *Biotropica* 45, 288–298. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.12006>.
- Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Missa, O., Stewart, A.J.A., 2004. Conservation and biological monitoring of tropical forests: the role of parataxonomists. *J. Appl. Ecol.* 41, 163–174.
- Bena, P., 1960. *Essences forestières de Guyane*. Bureau Agricole et Forestier de l'Ouest Guyanais, Paris, p. 469.
- Brunaux, O., Demenois, J., 2003. Planning and logging in the tropical rain forests of French Guiana. *Rev. Forest. Fr. (Nancy)* 55, 260–272. <http://dx.doi.org/10.4267/2042/5777>.
- Chao, A., Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Shen, T.J., 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. *Ecol. Lett.* 8, 148–159. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00707.x>.
- Clément, J., 1978. Formulation, réalisation et utilisation des inventaires forestiers dans les pays tropicaux. *Bois For. Trop.* 55. http://bft.cirad.fr/cd/BFT_182_55-71.pdf.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavechewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A., LaFrankie, J.V., Lee, H.S., Losos, E., Manokaran, N., Sukumar, R., Yamakura, T., 2000. Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science* 288, 1414–1418. <http://dx.doi.org/10.1126/science.288.5470.1414>.
- Couteron, P., Pelissier, R., Mapaga, D., Molino, J.F., Teillier, L., 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecol. Manage.* 172, 89–108. [http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00310-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00310-9).
- Eisenlohr, P.V., Alves, L.F., Bernacci, L.C., Padgurschi, M.C.G., Torres, R.B., Prata, E.M.B., dos Santos, F., Assis, M.A., Ramos, E., Rochelle, A.L.C., Martins, F.R., Campos, M.C.R., Pedroni, F., Sanchez, M., Pereira, L.S., Vieira, S.A., Gomes, J., Tamashiro, J.Y., Scaranello, M.A.S., Caron, C.J., Joly, C.A., 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity Conserv.* 22, 2767–2783. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-013-0553-x>.
- Emilio, T., Nelson, B.W., Schietti, J., Desmouliere, S.J.M., Santo, H., Costa, F.R.C., 2010. Assessing the relationship between forest types and canopy tree beta diversity in Amazonia. *Ecography* 33, 738–747. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06139.x>.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., Doucet, J.-L., Fauvet, N., Cornu, G., Gourlet-Fleury, S., 2012. Geological substrates shape tree species and trait distributions in African Moist Forests. *PLoS one* 7, e42381. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0042381>.
- Feeley, K.J., Silman, M.R., 2011. Keep collecting: accurate species distribution modelling requires more collections than previously thought. *Diversity Distribution* 17, 1132–1140. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00813.x>.
- Fine, P.V.A., Garcia-Villacorta, R., Pitman, N.C.A., Mesones, I., Kembel, S.W., 2010. A floristic study of the white-sand forests of Peru. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 97, 283–305. <http://dx.doi.org/10.3417/2008068>.
- Fisher, R.A., Corbet, A.S., Williams, C.B., 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* 42–58.
- Gomes, A.C.S., Andrade, A., Barreto-Silva, J.S., Brenes-Arguedas, T., Lopez, D.C., de Freitas, C.C., Lang, C., de Oliveira, A.A., Perez, A.J., Perez, R., da Silva, J.B., Silveira, A.M.F., Vaz, M.C., Vendrami, J., Vicentini, A., 2013. Local plant species delimitation in a highly diverse Amazonian forest: do we all see the same species? *J. Veg. Sci.* 24, 70–79. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01441.x>.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K., 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391.
- Guitet, S., Cornu, J.-F., Brunaux, O., Betbeder, J., Carozza, J.-M., Richard-Hansen, C., 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *J. Maps* 9 (3), 325–335. <http://dx.doi.org/10.1080/17445647.2013.785371>.
- Hammond, D.S., Gourlet-Fleury, S., Hout, P.V.D., ter Steege, H., Brown, V.K., 1996. A compilation of known Guianan timber trees and the significance of their dispersal mode, seed size and taxonomic affinity to tropical rain forest management. *Forest Ecol. Manage.* 83, 99–116. [http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127\(95\)03680-6](http://dx.doi.org/10.1016/0378-1127(95)03680-6).
- Haripersaud, P., ter Steege, H., de Granville, J.J., Chevillotte, H., Hoff, M., 2010. Species abundance, distribution and diversity in time and space after centuries of botanical collecting in the Guianas. *Taxon* 59, 592–597.
- Hawes, J.E., Peres, C.A., Riley, L.B., Hess, L.L., 2012. Landscape-scale variation in structure and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecol. Manage.* 281, 163–176. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.023>.
- Higgins, M.A., Ruokolainen, K., 2004. Rapid tropical forest inventory: a comparison of techniques based on inventory data from western Amazonia. *Conserv. Biol.* 18, 799–811. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00235.x>.
- Kessler, M., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Putra, D.D., Gradstein, S.R., Hohn, P., Kluge, J., Orend, F., Pitopang, R., Saleh, S., Schulze, C.H., Sporn, S.G., Steffan-Dewenter, I., Tjitrosoedirdjo, S.S., Tschamtk, T., 2011. Cost-effectiveness of plant and animal biodiversity indicators in tropical forest and agroforest habitats. *J. Appl. Ecol.* 48, 330–339. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01932.x>.
- Koh, L.P., Sodhi, N.S., 2010. Conserving Southeast Asia's imperiled biodiversity: scientific, management, and policy challenges. *Biodiversity Conserv.* 19, 913–917. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-010-9818-9>.
- Kvist, L.P., Andersen, M.K., Hesselsoe, M., Vanclay, J.K., 1995. Estimating use-values and relative importance of Amazonian flood plain trees and forests to local inhabitants. Papers from the IUFRO Tropical Silviculture Subject Group, S1 07 00, IUFRO 20th 74, 293–300, 293. <http://www.cifor.org/nc/online-library/browse/view-publication/publication/27.html>.
- Lacerda, A.E.B.D., Nimmo, E.R., 2010. Can we really manage tropical forests without knowing the species within? getting back to the basics of forest management through taxonomy. *Forest Ecol. Manage.* 259, 995–1002. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.12.005>.
- Landeiro, V.L., Bini, L.M., Costa, F.R.C., Franklin, E., Nogueira, A., de Souza, J.L.P., Moraes, J., Magnusson, W.E., 2012. How far can we go in simplifying biomonitoring assessments? an integrated analysis of taxonomic surrogacy, taxonomic sufficiency and numerical resolution in a megadiverse region. *Ecol. Indic.* 23, 366–373. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.023>.
- Marcon, E., Hérault, B., 2013. Entropart, an R package to partition diversity. <http://CRAN.R-project.org/package=entropart>.
- Marcon, E., Hérault, B., Baraloto, C., Lang, G., 2012. The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Oikos* 121, 516–522. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19267.x>.
- Marcon, E., Scotti, I., Hérault, B., Rossi, V., Lang, G., 2014. Generalization of the partitioning of Shannon diversity. *PLoS one* 9. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0090289>.
- Martini, A.M.Z., Fiaschi, P., Amorim, A.M., da Paixao, J.L., 2007. A hot-point within a hot-spot: a high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. *Biodiversity Conserv.* 16, 3111–3128.
- Molino, J.F., Sabatier, D., Prévost, M.F., Frame, D., Gonzalez, S., Bilot-Guérin, V., 2009. Etablissement d'une liste des espèces d'arbres de la Guyane Française. IRD – French Ministry of Agriculture, internal report, Cayenne-Montpellier, p. 59. http://agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/7_ListeArbresGuyane-2.pdf.
- Moritz, C., Faith, D.P., 1998. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Mol. Ecol.* 7, 419–429. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00317.x>.
- Moscoso, V., Albernaz, A.L., Salomão, R.D.P., 2013. Niche modelling for twelve plant species (six timber species and six palm trees) in the Amazon region, using collection and field survey data. *Forest Ecol. Manage.* 310, 652–662. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.064>.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858. <http://dx.doi.org/10.1038/35002501>.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *Vegan: community Ecology Package*. Rpackage version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oldeman, R.A.A., 1968. Sur la valeur des noms vernaculaires des plantes en Guyane française. *Bois For. Trop.* 117, 17–23. http://bft.cirad.fr/cd/BFT_117_17-23.pdf.
- Ollivier, M., Baraloto, C., Marcon, E., 2007. A trait database for Guianan rain forest trees permits intra- and inter-specific contrasts. *Ann. Forest Sci.* 64, 781–786. <http://dx.doi.org/10.1051/forest:2007058>.
- ONF, 2004. *Guide de reconnaissance des arbres de Guyane*. Office National des Forêts, Cayenne, p. 374.
- Pelissier, R., Couteron, P., 2007. An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *J. Ecol.* 95, 294–300. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01211.x>.
- Pokorny, B., Sabogal, C., Silva, J.N.M., Bernardo, P., Souza, J., Zweede, J., 2005. Compliance with reduced-impact harvesting guidelines by timber enterprises in Terra Firme forests of the Brazilian Amazon. *Int. Forest Rev.* 7, 9–20.
- R Development Core Team, 2009. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rejou-Mechain, M., Fayolle, A., Nasi, R., Gourlet-Fleury, S., Doucet, J.L., Gally, M., Hubert, D., Pasquier, A., Billand, A., 2011. Detecting large-scale diversity patterns in tropical trees: can we trust commercial forest inventories? *Forest Ecol. Manage.* 261, 187–194.
- Rejou-Mechain, M., Pelissier, R., Gourlet-Fleury, S., Couteron, P., Nasi, R., Thompson, J.D., 2008. Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest

- companies. *J. Trop. Ecol.* 24, 663–674. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.003>.
- Rollet, B., 1980. Intérêt de l'étude des écorces dans la détermination des arbres tropicaux sur pied. *Bois For. Trop.* 194, 3–128. <http://bft.cirad.fr/cd/BFT_195_31-50.pdf>.
- Saatchi, S., Buermann, W., ter Steege, H., Mori, S., Smith, T.B., 2008. Modeling distribution of Amazonian tree species and diversity using remote sensing measurements. *Remote Sens. Environ.* 112, 2000–2017. <http://dx.doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.008>.
- Sanchez, M., Pedroni, F., Eisenlohr, P.V., Oliveira, A.T., 2013. Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. *Flora* 208, 184–196. <http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2013.03.002>.
- Sørensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* 5, 1–34.
- Stropp, J., ter Steege, H., Malhi, Y., 2009. Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32, 46–54.
- Stropp, J., Van der Sleen, P., Assunção, P.A., da Silva, A.L., ter Steege, H., 2011. Tree communities of white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro. *Acta Amazonica* 41, 521–544. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05811.x>.
- ter Steege, H., 1998. The use of forest inventory data for a national protected area strategy in Guyana. *Biodiversity Conserv.* 7, 1457–1483.
- ter Steege, H., Nigel, C.A., Sabatier, D., Baraloto, C., Salomao, R.P., Guevara, J.E., Phillips, O.L., Castilho, C.V., Magnusson, W.E., Molino, J.F., Monteagudo, A., Vargas, P.N., Montero, J.C., Feldpausch, T.R., Coronado, E.N.H., Killeen, T.J., Mostacedo, B., Vasquez, R., Assis, R.L., Terborgh, J., Wittmann, F., Andrade, A., Laurance, W.F., Laurance, S.G.W., Marimon, B.S., Marimon, B.H., Vieira, I.C.G., Amaral, I.L., Brien, R., Castellanos, H., Lopez, D.C., Duivenvoorden, J.F., Mogollon, H.F., Matos, F.D.D., Davila, N., Garcia-Villacorta, R., Diaz, P.R.S., Costa, F., Emilio, T., Levis, C., Schiatti, J., Souza, P., Alonso, A., Dallmeier, F., Montoya, A.J.D., Piedade, M.T.F., Araujo-Murakami, A., Arroyo, L., Gribel, R., Fine, P.V.A., Peres, C.A., Toledo, M., Gerardo, A.A.C., Baker, T.R., Ceron, C., Engel, J., Henkel, T.W., Maas, P., Petronelli, P., Stropp, J., Zartman, C.E., Daly, D., Neill, D., Silveira, M., Paredes, M.R., Chave, J., Lima, D.D., Jorgensen, P.M., Fuentes, A., Schongart, J., Valverde, F.C., Di Fiore, A., Jimenez, E.M., Mora, M.C.P., Phillips, J.F., Rivas, G., van Andel, T.R., von Hildebrand, P., Hoffman, B., Zent, E.L., Malhi, Y., Prieto, A., Rudas, A., Ruschell, A.R., Silva, N., Vos, V., Zent, S., Oliveira, A.A., Schutz, A.C., Gonzales, T., Nascimento, M.T., Ramirez-Angulo, H., Sierra, R., Tirado, M., Medina, M.N.U., van der Heijden, G., Vela, C.I.A., Torre, E.V., Vriesendorp, C., Wang, O., Young, K.R., Baider, C., Balslev, H., Ferreira, C., Mesones, I., Torres-Lezama, A., Giraldo, L.E.U., Zagt, R., Alexiades, M.N., Hernandez, L., Huamantupa-Chuquimaco, I., Milliken, W., Cuenca, W.P., Pauletto, D., Sandoval, E.V., Gamarra, L.V., Dexter, K.G., Feeley, K., Lopez-Gonzalez, G., Silman, M.R., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342, 325. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1243092>.
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., Hout, P.V.D., Daly, D.C., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., Andel, T.V., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A.d., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., Essen, J.V., Baider, C., Maas, P., Mori, S., Terborgh, J., Nunez Vargas, P., Mogollon, H., Morawetz, W., 2003. A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity Conserv.* 12, 2255–2277. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1024593414624>.
- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.F., Prevost, M.F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vasquez, R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443, 444–447. <http://dx.doi.org/10.1038/nature05134>.
- ter Steege, H., Sabatier, D., Castellanos, H., Van Andel, T., Duivenvoorden, J., De Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Maas, P., Mori, S., 2000. An analysis of the floristic composition and diversity of Amazonian forests including those of the Guiana Shield. *J. Trop. Ecol.* 16, 801–828. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400001735>.
- Valeix, J., Mauperin, M., 1989. Cinq siècles de l'histoire d'une parcelle de forêt domaniale de la terre ferme d'Amérique du Sud. *Bois For. Trop.* 219, pp. 13–29. <http://bft.cirad.fr/cd/BFT_219_13-29.pdf>.
- Wilkie, P., Saridan, A., 1999. The limitations of vernacular names in an inventory study, Central Kalimantan, Indonesia. *Biodiversity Conserv.* 8, 1457–1467. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008930012467>.

Supporting Information

Table SI1: Characteristics of the different inventories used in the study

Table SI2: List of usual names used in the forest inventories and their empirical taxonomic correspondences (usual translation)

Figure SI1: Values of α depending of the number of simulations

Table SI3: Probabilities of good correspondence (P_{ij}) considering two new sub-groups of accuracy

Table SI4: Probabilities of good correspondence (P_{ij}) considering two cases of extra-family error

Figure SI2: Correlation between α_m computed with our simple model and the values computed with the more complex model including the two new sub-groups

Figure SI3: Correlation between α_m computed with our simple model and the values computed with the more complex model including the two new error types

Text SI5 : R-Script to perform the Fisher-alpha estimation from forest inventories

Table SI1: Characteristics of the different inventories used in the study : N is the number of trees for the indicated DBH class and S is the number of species (for botanical plots) or number of groups of species corresponding to the usual names (for forest inventories). Botanical data mainly provide from GUYADIV (‡), BRIDGE-GUYAFOR (†), and AMALIN (#) projects and are included in the ATDN network. Reference-plots noted with \$ are also used as botanical plots used for validation and included in the corresponding columns. The three last columns give the Fisher-alpha estimates for the different sites using forest inventories without any correction (α_b), forest inventories with the simulation model (α_m) and using botanical inventories (α_t).

Site	Landscape *	Localisation		Forest inventories used for simulation		Reference-plots with double determination			Botanical plots used for validation			α -Fisher		
		X	Y	N \geq 17.5	S \geq 17.5	Nplot	N>10cm	S>10cm	Nplot	N \geq 17.5	S \geq 17.5	α_b	α_m	α_t
BAFG†	Plain	169000	608000	-	-	1	560	147	-	-	-	-	-	-
STEL‡	Valleys	272000	586000	-	-	1	457	148	-	-	-	-	-	-
SRV‡	Hills	372000	464000	-	-	1	567	189	-	-	-	-	-	-
PARM‡	Plateau	353000	413000	4054	107	1	463	163	-	-	-	20	149	-
TRES†	Mount.	365000	503000	2168	125	1 ^{\$}	276	121	2	465	186	29	159	115
MANA†	Plateau	371000	450000	3401	136	1 ^{\$}	550	202	2	360	152	28	165	99
TORT†	Mount.	343000	467000	1900	117	2 ^{\$}	1021	295	4	408	161	28	174	98
REGI‡	Valleys	381000	466000	1958	119	1 ^{\$}	385	136	2	430	150	28	153	82
BEIM‡	Hills	153000	494000	5207	149		-	-	2	445	159	29	164	88
NOUR‡	Mount.	314000	450000	4450	155		-	-	4	735	221	31	167	118
PBAP‡	Plateau	268000	361000	2105	134		-	-	3	616	154	32	162	66
CPLB‡	Hills	285000	556000	3998	134		-	-	4	1091	152	27	136	48
SABL#	Plains	211000	606000	1627	69		-	-	2	488	78	15	126	26
TRIN#	Hills	232000	509000	5365	160		-	-	4	1311	231	31	162	81
ITOU	Mount.	267000	335000	5516	141		-	-	-	-	-	26	191	-
QUAR	Hills	362000	478000	2638	112		-	-	-	-	-	24	154	-
AIMA	Hills	247000	516000	4568	139		-	-	-	-	-	27	157	-
CAIM	Hills	363000	501000	1850	109		-	-	-	-	-	25	134	-
CARM	Plateau	373000	405000	5183	151		-	-	-	-	-	29	173	-
CROI	Plateau	354000	388000	3986	131		-	-	-	-	-	26	149	-
EAUB	Hills	226000	584000	4905	158		-	-	-	-	-	31	162	-
GALI	Valleys	313000	484000	2861	127		-	-	-	-	-	27	165	-
GRIL	Plains	337000	476000	1959	126		-	-	-	-	-	30	141	-
HMAT	Plateau	368000	434000	5463	150		-	-	-	-	-	29	158	-
INER	Hills	369000	482000	1869	115		-	-	-	-	-	27	158	-
KOUR	Mount.	382000	463000	3419	149		-	-	-	-	-	32	180	-
PBAM	Mount.	269000	358000	1964	132		-	-	-	-	-	32	180	-
ROCK	Plateau	160000	324000	4411	121		-	-	-	-	-	23	152	-
SPAR	Plateau	279000	462000	4423	128		-	-	-	-	-	25	160	-
STMI	Mount.	300000	540000	3731	131		-	-	-	-	-	26	162	-
TOPO	Mount.	310000	337000	4603	137		-	-	-	-	-	27	162	-
WAKI	Plains	233000	341000	5106	126		-	-	-	-	-	23	152	-
YARO	Plains	293000	274000	3965	117		-	-	-	-	-	23	147	-

* Based on Guitet et al., 2013

Table SI2: List of usual names used in the forest inventories with their empirical taxonomic correspondences (usual translation). The groups indicate the expected accuracy of the names (1 for species, 2 for genus, 3 for family and 4 for unknown). The last column indicates the frequency of the names in our forest inventories. Most of these names come from “Bushî Nengue” languages, some of them from “Créole”, few from Amerindian languages or Latin

code	vernacular name	other vernacular names	Usual translation	Family	Groups of accuracy	N
ABO	abokondiuka	lakasi	<i>Caraipa</i> spp.	Clusiaceae	2	103
ACF	bugu batibatra	acacia franc, abonkini, titimbatibatra	<i>Enterolobium</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	46
ACH	achiwa kwali	Kwali albert	<i>Vochysia neyratii</i> Normand	Vochysiaceae	1	184
ADA	adai weko		<i>Inga sertulifera</i> DC.	Leguminosae-Mimos.	1	22
ADO	adugue	moutouchi noir	<i>Swartzia</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	348
AG	angélique	singapetu	<i>Dicorynia guianensis</i> Amshoff	Leguminosae-Caesalp.	1	4122
AGA	aganananga	flambeau rouge	<i>Catostemma</i> spp.	Malvaceae	2	275
AGM	aganamaïe	loussé, mombin blanc	<i>Tapirira</i> spp.	Anacardiaceae	2	557
AGO	agusiton	pipa udu	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. & Schult.	Rubiaceae	1	0
ALI	alimiao	piki misiki	<i>Pseudopiptadenia</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	733
ALOU	aluuu	Kwata sali	<i>Tetragastris hostmannii</i> (Engl.) Kuntze	Burseraceae	1	0
AMO	amourette	pinde paya, Bois de lettre moucheté	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae	1	291
AMP	ampuku weko		<i>Inga</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	0
ANA	anangosi	busi amanda	<i>Combretaceae</i> Spp.	Combretaceae	3	371
ANE	aneisi udu	bois rouge, bonga bita, houmiri	<i>Humiria balsamifera</i> Aubl.	Humiriaceae	1	59
ANSA	ansao mata		<i>Tabernaemontana attenuata</i> (Miers) Urb.	Apocynaceae	1	0
ARO	aruma pisi		<i>Osteophloeum platyspermum</i> (Spruce ex A.DC.) Warb.	Myristicaceae	1	204
ASO	assao	Bois macaque	<i>Balizia pedicellaris</i> (DC.) Barneby & J.W. Grimes	Leguminosae-Mimos.	1	244
ATKO	atsientefi koko	tachibete	<i>Hirtella racemosa</i> Lam.	Chrysobalanaceae	1	20
AWAMP	awara mompé		<i>Socratea exorrhiza</i> (Mart.) H. Wendl.	Arecaceae	1	8
AZO	azo udu		<i>Guatteria</i> spp.	Annonaceae	2	279
BAAKO	baaka koko		<i>Licania membranacea</i> Sagot ex Laness.	Chrysobalanaceae	1	186
BACHE	palmier bâche		<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	Arecaceae	1	6
BAF	boiti	balata franc	<i>Manilkara</i> spp.	Sapotaceae	2	946

BAG	bagasse	kaw udu	<i>Bagassa guianensis Aubl.</i>	Moraceae	1	35
BAL	balata blanc	akoinsiba, bakuman, lé udu, balata pomme, suitamini, badboiti, kwata bobi, mamantin, pepe boiti, pinte boiti	<i>Sapotaceae Spp.</i>	Sapotaceae	3	2426
BAM	bamba apisi	bois de rose mâle	<i>Aniba spp.</i>	Lauraceae	2	207
BC	bois canon	diapapaïe, man papaïe, uman papaïe	<i>Cecropia spp.</i>	Urticaceae	2	1066
BD	bois bandé		<i>Ptychopetalum olacoides Benth.</i>	Olaceae	1	85
BICHE	papaïe biche		<i>Ambelania acida Aubl.</i>	Apocynaceae	1	3
BIS	bissangola		<i>Maprounea guianensis Aubl.</i>	Euphorbiaceae	1	10
BIT	bita tiki		<i>Diospyros spp.</i>	Ebenaceae	2	485
BKO	boliken koko		<i>Licania spp.</i>	Chrysobalanaceae	2	147
BNOY	bois noyau		<i>Prunus spp.</i>	Rosaceae	2	0
BOBO	bugu bugu	bois corbeau	<i>Swartzia polyphylla DC.</i>	Leguminosae-Papilion.	1	452
BOC	boco	aie udu	<i>Bocoa prouacensis Aubl.</i>	Leguminosae-Papilion.	1	1059
BOF	bofo udu	dokodia	<i>Humiriaceae Spp.</i>	Humiriaceae	3	246
BOUG	buguni	lebi weko	<i>Inga spp.</i>	Leguminosae-Mimos.	2	726
BOUM	bumbi kidia		<i>Rinorea spp.</i>	Violaceae	2	36
BPALI	baaka palioudou		<i>Aspidosperma oblongum A.DC.</i>	Apocynaceae	1	27
BPAY	bofo paya		<i>Moraceae Spp.</i>	Moraceae	3	439
BTI	baaka tiki		<i>Pera spp.</i>	Euphorbiaceae	2	152
CAC	busi mow mow	cacaoyer sauvage	<i>Theobroma spp.</i>	Malvaceae	2	5
CAN	cannela apisi	cèdre cannelle, busi canela	<i>Licaria spp.</i>	Lauraceae	2	62
CANA	canari macaque	kwata patu	<i>Lecythis zabucajo Aubl.</i>	Lecythidaceae	1	136
CAR	carapa		<i>Carapa spp.</i>	Meliaceae	2	1136
CBL	courbaril	loka	<i>Hymenaea courbaril L.</i>	Leguminosae-Caesalp.	1	80
CDH	cœur dehors	baaka tiabisi	<i>Diplotropis purpurea (Rich.)Amshoff</i>	Leguminosae-Papilion.	1	123
CED	cédé	acajou de Guyane	<i>Cedrela odorata L.</i>	Meliaceae	1	38

CEDRE	cèdre	cèdre argenté, cèdre blanc, apisi blanc, weti apisi, tingi apisi, cèdre gris, cèdre jaune, cèdre noir, apisi noir, baaka apisi, apisi, apusu udu, cèdre calalou, kaasi apisi	Lauraceae Spp.	Lauraceae	3	2129
CHW	chawari	agugagi	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.)Pers.	Caryocaraceae	1	374
CHWR	chawari rivière	kasagnan	<i>Caryocar microcarpum</i> Ducke	Caryocaraceae	1	3
COM	comou		<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	Arecaceae	1	331
COP	jacaranda	copaya, yachimambo	<i>Jacaranda copaia</i> (Aubl.)D.Don	Bignoniaceae	1	324
COUN	counana		<i>Astrocaryum paramaca</i> Mart.	Arecaceae	1	15
DIAB	bois diable	Diaba udu	<i>Lueheopsis rugosa</i> (Pulle)Burret	Malvaceae	1	111
DIAG	diaguidia	Cèdre rémi	<i>Tachigali melinonii</i> (Harms)Zarucchi & Herend.	Leguminosae-Caesalp.	1	391
DIAN	diankoimata		<i>Guarea</i> spp.	Meliaceae	2	1391
DODO	dodomissinga	dodomissinga blanc, dodomissinga noir, baaka dodomissinga	<i>Parkia</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	337
DOK	dokali		<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	Moraceae	1	144
DOKM	dokali mapa		<i>Brosimum utile</i> (Kunth)Pittier	Moraceae	1	64
DON	doncé	acajou land	<i>Cedrelinga cateniformis</i> (Ducke)Ducke	Leguminosae-Mimos.	1	12
DOO	doon oudou		<i>Coccoloba latifolia</i> Lam.	Polygonaceae	1	1
EBB	ébène blanche		<i>Tabebuia</i> spp.	Bignoniaceae	2	6
EBR	ébène rose	ébène rouge	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.)Standl.	Bignoniaceae	1	29
EBV	ébène verte	ginaati	<i>Tabebuia</i> spp.	Bignoniaceae	2	174
EDE	wan ede		<i>Simaba cedron</i> Planch.	Simaroubaceae	1	49
EKO	weko	pois sucré, kala weko, babun weko, weti weko	<i>Inga</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	4413
ELIZ	elizabetha	Mongui oudou	<i>Elizabetha princeps</i> M.R.Schomb. ex Benth.	Leguminosae-Caesalp.	1	227
FIC	inkatu	diankatu, ankatou, figuier étrangleur	<i>Ficus</i> spp.	Moraceae	2	73
FKO	funguti koko	mutsege tsenge	<i>Parinari</i> spp.	Chrysobalanaceae	2	314
FO	fochi		<i>Coussapoa</i> spp.	Urticaceae	2	321
FROM	fromager	kankantri	<i>Ceiba pentandra</i> (L.)Gaertn.	Malvaceae	1	8

FSERP	Faux bois serpent		<i>Zygia tetragona</i> Barneby & J.W.Grimes		Leguminosae-Mimos.	1	1
GAI	gaïac	tonka, gaïac de cayenne, gaïac de Guyane	<i>Dipteryx</i> spp.		Leguminosae-Papilion.	2	89
GANG	gangi udu	bois fourmi, baaka gedu	<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.		Leguminosae-Caesalp.	1	1229
GAW	gawenti		<i>Neocalyptocalyx</i> spp.		Caparaceae	2	26
GCOU	gaan counana		<i>Astrocaryum rodriguesii</i> Trail		Arecaceae	1	2
GF	grignon franc	grignon, wana	<i>Sextonia rubra</i> (Mez)van der Werff		Lauraceae	1	325
GFLG	gonfolo gris		<i>Ruizterania albiflora</i> (Warm.)Marc.-Berti		Vochysiaceae	1	190
GFLR	gonfolo rose		<i>Qualea rosea</i> Aubl.		Vochysiaceae	1	980
GKIM	gaan kimboto		<i>Pradosia</i> spp.		Sapotaceae	2	18
GKO	geli koko		<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.		Euphorbiaceae	1	0
GP	goupi	kopi	<i>Goupia glabra</i> Aubl.		Goupiaceae	1	650
GRA	bois grage	liba apisi	<i>Proteaceae</i> indet.		Proteaceae	3	42
GUEB	gebi udu		<i>Himatanthus</i> spp.		Apocynaceae	2	137
GUED	gedu		<i>Tachigali</i> spp.		Leguminosae-Caesalp.	2	226
GUEL	geli udu		<i>Matayba</i> spp.		Sapindaceae	2	76
GUI	agui		<i>Ormosia</i> spp.		Leguminosae-Papilion.	2	68
HEV	efea		<i>Hevea guianensis</i> Aubl.		Euphorbiaceae	1	110
HORTIA	hortia		<i>Hortia excelsa</i> Ducke		Rutaceae	1	2
ING	ingi udu	bois indien	<i>Croton matourensis</i> Aubl.		Euphorbiaceae	1	56
INK	inkasa	yongo	<i>Vataireopsis surinamensis</i> H.C.Lima		Leguminosae-Papilion.	1	79
INKK	inkasa tiabisi		<i>Vatairea</i> spp.		Leguminosae-Papilion.	2	35
JAB	jaboti	feli kwali	<i>Erismia</i> spp.		Vochysiaceae	2	330
KAI	kaiman udu		<i>Laetia procera</i> (Poepp.)Eichler		Salicaceae	1	193
KAM	kwata kaman	acacia mâle	<i>Parkia pendula</i> (Willd.)Benth. ex Walp.		Leguminosae-Mimos.	1	63
KAN	kananbuli	busi kananbuli	<i>Simaba</i> spp.		Simaroubaceae	2	61
KANK	kankan udu	peigne macaque	<i>Apeiba</i> spp.		Malvaceae	2	440
KAPA	kapaci wiwi		<i>Siparuna</i> spp.		Siparunaceae	2	42
KAS	Busi kassun	cajou sauvage, cajou, pomme-cajou	<i>Anacardium spruceanum</i> Benth. ex Engl.		Anacardiaceae	1	235

KASA	kasaba udu	bois manioc	<i>Antonia ovata Pohl</i>	Loganiaceae	1	58
KEO	tchoeur	ke udu, tiémaka udu	<i>Zanthoxylum pentandrum (Aubl.)R.A.Howard</i>	Rutaceae	1	36
KFO	kabanafo		<i>Abarema curvicaarpa (H.S.Irwin)Barneby & J.W.Grimes</i>	Leguminosae-Mimos.	1	66
KIK	busi kiki	bois lélé, cèdre sam, busi kikisi, gaan busi kiki	<i>Cordia spp.</i>	Boraginaceae	2	133
KIM	kimboto		<i>Pradosia ptychandra (Eyma)T.D.Penn.</i>	Sapotaceae	1	409
KIS	kisiki banda		<i>Capirona decorticans Spruce</i>	Rubiaceae	1	59
KK	kopi kwali		<i>Vochysia surinamensis Staffleu</i>	Vochysiaceae	1	19
KKO	kwebi koko		<i>Couepia spp.</i>	Chrysobalanaceae	2	23
KKT	kwasi kwasi tiki	kwasi tiki	<i>Casearia spp.</i>	Salicaceae	2	27
KL	kwali	gonfolo kwali	<i>Vochysiaceae indet.</i>	Vochysiaceae	3	27
KO	koko	gaulette, atila koko	<i>Licania spp.</i>	Chrysobalanaceae	2	11166
KOB	kobe	maho cochon	<i>Sterculia spp.</i>	Malvaceae	2	1119
KODEKO	kodia weko		<i>Inga rubiginosa (Rich.)DC.</i>	Leguminosae-Mimos.	1	3
KOU	busi kusue	bois roucou	<i>Sloanea spp.</i>	Elaeocarpaceae	2	889
KOUA	kuaha	santa maria	<i>Calophyllum brasiliense Cambess.</i>	Calophyllaceae	1	4
KOUK	kukuniefu		<i>Garcinia spp.</i>	Clusiaceae	2	68
KOUM	kumanti udu		<i>Aspidosperma spp.</i>	Apocynaceae	2	335
KOUS	kusisi		<i>Conceveiba guianensis Aubl.</i>	Euphorbiaceae	1	186
LEBI	lebi udu		<i>Touroulia guianensis Aubl.</i>	Ochnaceae	1	9
LKO	lebi koko		<i>Humiriastrum subcrenatum (Benth.)Cuatrec.</i>	Humiriaceae	1	116
LMAP	lebi mapa		<i>Parahancornia fasciculata (Lam.)Benoist</i>	Apocynaceae	1	52
LMES	lebi mesupu		<i>Bellucia grossularioides (L.)Triana</i>	Melastomataceae	1	32
LMO	lebi moni		<i>Thyrsodium spp.</i>	Anacardiaceae	2	276
LS	sali	lebi Sali, kwata Sali, encens rouge, encens rose, weti Sali, de wata Sali	<i>Tetragastris spp.</i>	Burseraceae	2	2151
MAKA	maaka	mincouart	<i>Minquartia guianensis Aubl.</i>	Olacaceae	1	418
MALOB	malobi	busi apa, bata bali,	<i>Ecclinusa spp.</i>	Sapotaceae	2	1022
MALOK	malokopeisi		<i>Vitex spp.</i>	Verbenaceae	2	17
MAMA	mamadosu	confiture macaque	<i>Duroia spp.</i>	Rubiaceae	2	40

MAMAN	mamaniawe		<i>Unonopsis</i> spp.	Annonaceae	2	99
MAN	busi mango	palétuvier montagne	<i>Tovomita</i> spp.	Clusiaceae	2	434
MANT	man tapuhupa		<i>Gustavia</i> spp.	Lecythidaceae	2	56
MAP	baaka mapa	couma, mapa, soko soko mapa	<i>Couma guianensis</i> Aubl.	Apocynaceae	1	320
MAR	maria congo	bita udu	<i>Geissospermum</i> spp.	Apocynaceae	2	654
MARI	maripa		<i>Attalea maripa</i> (Aubl.) Mart.	Areaceae	1	95
MARTIO	martiodendron		<i>Martiodendron parviflorum</i> (Amshoff) R. Koepfen	Leguminosae-Caesalp.	1	2
MATA	matawai gedu	mila udu	<i>Tachigali</i> spp.	Leguminosae-Caesalp.	2	122
MCI	maho cigare	ingi pipa	<i>Couratari</i> spp.	Lecythidaceae	2	819
MCO	maho coton	kapokier, katon udu	<i>Eriotheca</i> spp.	Malvaceae	2	272
MEIO	meiom pusu	cerisier tortue	<i>Elvasia</i> spp.	Ochnaceae	2	41
MELI	meli	maho jaune	<i>Lecythis poiteaui</i> O. Berg	Lecythidaceae	1	832
MES	mesupu	mele, baaka mesupu, weti mesupu	<i>Melastomataceae</i> ind.	Melastomataceae	3	442
MK	mutende kwali		<i>Vochysia guianensis</i> Aubl.	Vochysiaceae	1	93
MMAP	maaka mapa	Kapassi amandoi	<i>Lacmellea aculeata</i> (Ducke) Monach.	Apocynaceae	1	4
MN	maho noir	baikaaki	<i>Eschweilera</i> spp.	Lecythidaceae	2	6561
MNM	manil montagne	mongo mataaki	<i>Moronobea coccinea</i> Aubl.	Clusiaceae	1	170
MNR	manil marécage	Sabana mataaki	<i>Symphonia</i> spp.	Clusiaceae	2	624
MO	moni	gaan moni, encens, geli moni, weti moni	<i>Protium</i> spp.	Burseraceae	2	7061
MOMO	mow mow	cacao rivière, cacaoyer rivière	<i>Pachira</i> spp.	Malvaceae	2	104
MONO	Santi tiabisi	monopteryx	<i>Monopteryx inipae</i> W. A. Rodrigues	Leguminosae-Papilion.	1	197
MOPE	monbin	Mope	<i>Spondias mombin</i> L.	Anacardiaceae	1	4
MOR	mora de st laurent	aie weko	<i>Dimorphandra polyandra</i> Benoist	Leguminosae-Caesalp.	1	173
MOUA	muamba	bois takari	<i>Oxandra asbeckii</i> (Pulle) R. E. Fr.	Annonaceae	1	83
MOUR	mourou mourou		<i>Astrocaryum sciophilum</i> (Miq.) Pulle	Areaceae	1	97
MOUT	moutouchi	gue gue	<i>Swartzia</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	155
MOUTI	panchi mouti		<i>Copaifera</i> spp.	Leguminosae-Caesalp.	2	9
MOUTM	moutouchi montagne	mongo guegue	<i>Paramachaerium ormosioides</i> (Ducke) Ducke	Leguminosae-Papilion.	1	237
MOUTR	moutouchi marécage	sabana guegue	<i>Pterocarpus officinalis</i> Jacq.	Leguminosae-Papilion.	1	138
MOUTS	moutouchi savane	moutouchi blanc	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	Leguminosae-Papilion.	1	0

MR	maho rouge	lebi loabi, weti loabi, weti meli, maho blanc	<i>Lecythis spp.</i>	Lecythidaceae	2	6484
MYR	busi goyaba	baaka bessi, busi banda, lebi banda	<i>Myrtaceae ind.</i>	Myrtaceae	3	346
NBK	niamboka		<i>Pouteria spp.</i>	Sapotaceae	2	4702
NENG	ningue udu		<i>Hirtella glandulosa Spreng.</i>	Chrysobalanaceae	1	1
NIAM	niamisi udu	bois igrane	<i>Neea spp.</i>	Nyctaginaceae	2	716
NION	nion udu		<i>Stryphnodendron spp.</i>	Leguminosae-Mimos.	2	44
OLA	anaola		<i>Licania macrophylla Benth.</i>	Chrysobalanaceae	1	0
OUA	aie wato	Bois fusil	<i>Palicourea guianensis Aubl.</i>	Rubiaceae	1	3
PAA	paata sii	Wachipa	<i>Macrolobium acaciifolium Huber</i>	Leguminosae-Caesalp.	1	1
PAKI	pakira udu	bois pécaré	<i>Spachea elegans (G.Mey.)A.Juss.</i>	Malpighiaceae	1	74
PALI	pali udu	samaati pali udu, bois pagale, baaka pali udu, gombe, takari	<i>Aspidosperma spp.</i>	Apocynaceae	2	507
PALM	palmier		<i>Arecaceae Spp.</i>	Arecaceae	3	0
PAN	panakoko	kakabuku, ferréol	<i>Swartzia panacoco (Aubl.)R.S.Cowan</i>	Leguminosae-Papilion.	1	136
PANGA	pikin panga		<i>Crudia spp.</i>	Leguminosae-Caesalp.	2	63
PAR	parcouri		<i>Platonia insignis Mart.</i>	Clusiaceae	1	28
PATA	patawa		<i>Oenocarpus bataua Mart.</i>	Arecaceae	1	1653
PCBL	pinké loka		<i>Dialium guianense (Aubl.)Sandwith</i>	Leguminosae-Caesalp.	1	0
PED	pedieku	lebi pedieku, weti pedieku	<i>Xylopia spp.</i>	Annonaceae	2	267
PEPE	Pepe	pepe asutu, corossol, namba, busi atuku	<i>Annonaceae Spp.</i>	Annonaceae	3	177
PIN	pinot	wassai	<i>Euterpe oleracea Mart.</i>	Arecaceae	1	0
PINDIA	pindia udu	bois dartre	<i>Vismia spp.</i>	Clusiaceae	2	19
PMAP	pinkin mapa		<i>Tabernaemontana undulata Vahl</i>	Apocynaceae	1	0
POUR	puruma	busi papaie	<i>Pourouma spp.</i>	Urticaceae	2	1351
PPA	pepe angasa udu		<i>Anaxagorea spp.</i>	Annonaceae	2	2
PPT	pepe tiki		<i>Xylopia discrata (L.f.)Sprague & Hutch.</i>	Annonaceae	1	3
PWAC	pikin wakapu		<i>Chamaecrista apoucouita (Aubl.)H.S.Irwin & Barneby</i>	Leguminosae-Caesalp.	1	13
ROS	bois de rose		<i>Aniba rosaeodora Ducke</i>	Lauraceae	1	1

SAB	sablier	pet du diable, postii	<i>Hura crepitans</i> L.	Euphorbiaceae	1	2
SAMA	samaati		<i>Chimarthis</i> spp.	Rubiaceae	2	578
SAT	satiné rubané	paya, lebi paya, satiné rouge	<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	Moraceae	1	227
SERP	bois serpent	sineki udu	<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J.W.Grimes	Leguminosae-Mimos.	1	118
SIM	simarouba	asumaripa	<i>Simarouba amara</i> Aubl.	Simaroubaceae	1	150
SING	singabasu		<i>Cupania</i> spp.	Sapindaceae	2	115
SIP	sipiki udu		<i>Chaetocarpus schomburgkianus</i> (Kuntze) Pax & K.Hoffm.	Euphorbiaceae	1	94
SIPAY	sipa yupo		<i>Amanoa</i> spp.	Euphorbiaceae	2	1
SKO	santi koko		<i>Licania ovalifolia</i> Kleinhoante	Chrysobalanaceae	1	440
SMB	saint martin blanc	neko udu	<i>Ormosia</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	269
SMJ	saint martin jaune	geli tiabisi	<i>Hymenolobium</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	167
SMR	saint martin rouge	lebi tiabisi	<i>Andira</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	219
SOKE	soke	mongi soke, busi soke	<i>Sapotaceae</i> Spp.	Sapotaceae	3	156
SOUP	supun udu		<i>Lueheopsis rosea</i> (Ducke) Burret	Malvaceae	1	239
SPI	spirotropis		<i>Spirotropis longifolia</i> (DC.) Baill.	Leguminosae-Papilion.	1	533
SWART	swartzia		<i>Swartzia bannia</i> Sandwith	Leguminosae-Papilion.	1	40
TAA	taapu tiki		<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	Icacinaceae	1	334
TAK	takina		<i>Brosimum acutifolium</i> Huber	Moraceae	1	79
TAM	tamalin		<i>Abarema</i> spp.	Leguminosae-Mimos.	2	337
TAP	tapuhupa		<i>Genipa americana</i> L.	Rubiaceae	1	10
TAT	tatu udu	tatu tiki, gaan tatu, busi tatu	<i>Talisia</i> spp.	Sapindaceae	2	326
TCH	tsientsien udu		<i>Emmotum fagifolium</i> Desv. ex Ham.	Icacinaceae	1	24
TEKO	tupiki weko		<i>Chaunochiton kappleri</i> (Sagot ex Engl.) Ducke	Olacaceae	1	23
TMO	tingi moni		<i>Protium guianense</i> (Aubl.) Marchand	Burseraceae	1	19
TOBI	tobitutu		<i>Schefflera decaphylla</i> (Sagot ex Seem.) Harms	Araliaceae	1	95
TOPI	topi		<i>Mouriri</i> spp.	Melastomataceae	2	406
TOS	tossopassa	man tossopassa, tossopassamarécage, tossopassa montagne	<i>Iryanthera</i> spp.	Myristicaceae	2	1825
TOUKOU	toukouman oudou		<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	Caricaceae	1	35
TOUL	toulouri		<i>Manicaria saccifera</i> Gaertn.	Areaceae	1	147

VIO	bois violet	amarante, dachitan, papaati	<i>Peltogyne</i> spp.	Leguminosae-Caesalp.	2	306
WAC	wakapu	bunaati	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	Leguminosae-Caesalp.	1	1442
WAG	wakapu gitin	bunaati tiabisi	<i>Recordoxylon speciosum</i> (Benoist)Gazel ex Barneby	Leguminosae-Caesalp.	1	68
WAP	wapa	biudu,	<i>Eperua falcata</i> Aubl.	Leguminosae-Caesalp.	1	4771
WAPC	wapa courbaril	loka biudu	<i>Eperua grandiflora</i> (Aubl.)Benth.	Leguminosae-Caesalp.	1	706
WAR	wapa rivière		<i>Eperua rubiginosa</i> Miq.	Leguminosae-Caesalp.	1	120
WAT	watampana		<i>Macrolobium bifolium</i> (Aubl.)Pers.	Leguminosae-Caesalp.	1	240
WATAKO	wata koko		<i>Licania licaniiiflora</i> (Sagot)S.F.Blake	Chrysobalanaceae	1	15
WATG	watampana sables blancs		<i>Macrolobium guianense</i> (Aubl.)Pulle	Leguminosae-Caesalp.	1	186
WDK	wandekole		<i>Glycydendron amazonicum</i> Ducke	Euphorbiaceae	1	57
WET	weti oudou		<i>Mabea</i> spp.	Euphorbiaceae	2	86
WETI	weti koko		<i>Drypetes</i> spp.	Euphorbiaceae	2	364
WGAI	gaïac rivière	wata tonka	<i>Taralea</i> spp.	Leguminosae-Papilion.	2	0
WIN	win udu	bois de vin	<i>Hieronyma alchorneoides</i> Allemão	Euphorbiaceae	1	115
WK	wana kwali		<i>Vochysia tomentosa</i> (G.Mey.)DC.	Vochysiaceae	1	388
WMAP	weti mapa		<i>Macoubea guianensis</i> Aubl.	Apocynaceae	1	168
WNEM	weti nemba		<i>Poecilanthè effusa</i> (Huber)Ducke	Leguminosae-Papilion.	1	14
WPALI	weti palioudou		<i>Aspidosperma marcgravianum</i> Woodson	Apocynaceae	1	2
WPAY	weti paya	paya blanc, pulo paya	<i>Trymatococcus</i> spp.	Moraceae	2	55
WPED	weti pediekou		<i>Xylopia nitida</i> Dunal	Annonaceae	1	8
WTIA	wata tiabici		<i>Vatairea guianensis</i> Aubl.	Leguminosae-Papilion.	1	0
WTIK	wata tiki		<i>Sagotia racemosa</i> Baill.	Euphorbiaceae	1	105
WTOP	weti topi		<i>Mauriri nigra</i> (DC.)Morley	Melastomataceae	1	77
YAK	yayamadou kwatae	gaan buchi mulomba	<i>Virola kwatae</i> Sabatier	Myristicaceae	1	283
YAM	yayamadou montagne	busi mulomba, yayamadou	<i>Virola michelii</i> Heckel	Myristicaceae	1	783
YANK	yankomini		<i>Bombacopsis nervosa</i> (Littien)A.Robyns	Malvaceae	1	0
YAR	yayamadou marécage	mulomba	<i>Virola surinamensis</i> (Rol. ex Rottb.)Warb.	Myristicaceae	1	181

ZZZ	inconnu	<p>peto, bofom peto, papa udu apisi, kapasi tiki, kapasi udu, pulo, lebi pali udu, pusi pusi nanga, arumata, baolifi, basonki tiki, bois coton, bois olive, busi musua, dia paipun, dulu dulu, gris-gris, kisi kisi maka, kiki, kabasiana, jaune d'œuf, kusenge tiki, konkoni koko, kwebi,, macoloba, man wai, mantsaka, papaie, pausi besi, sabana coton, vouayara, weti udu, banda, gonfolo rouge, lebi tongo</p>	<i>unknown</i>	unknown	4	725
-----	---------	---	----------------	---------	---	-----

Figure SI1: Values of α depending of the number of simulations – we did 999 simulations and use independent randomized subsamples to compute means and standard deviation with 2 to 200 simulations – we present result for fisher-alpha values - the figure on the top shows that the standard deviation is reduced after 100 simulations - the figure on the bottom shows the stability of the estimates for the different plots (in colour) after 50 simulations – same patterns are obtained for others indicators and sites scale.

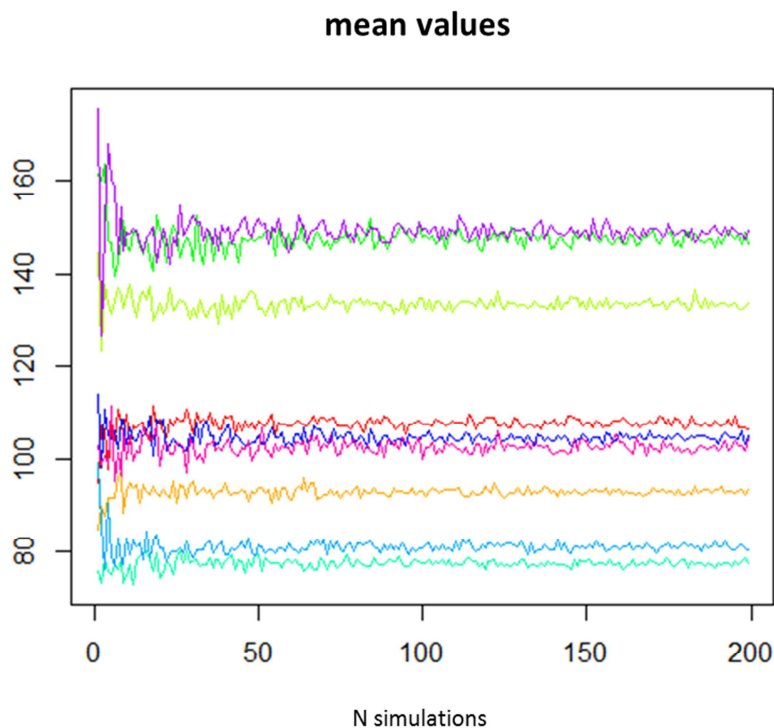
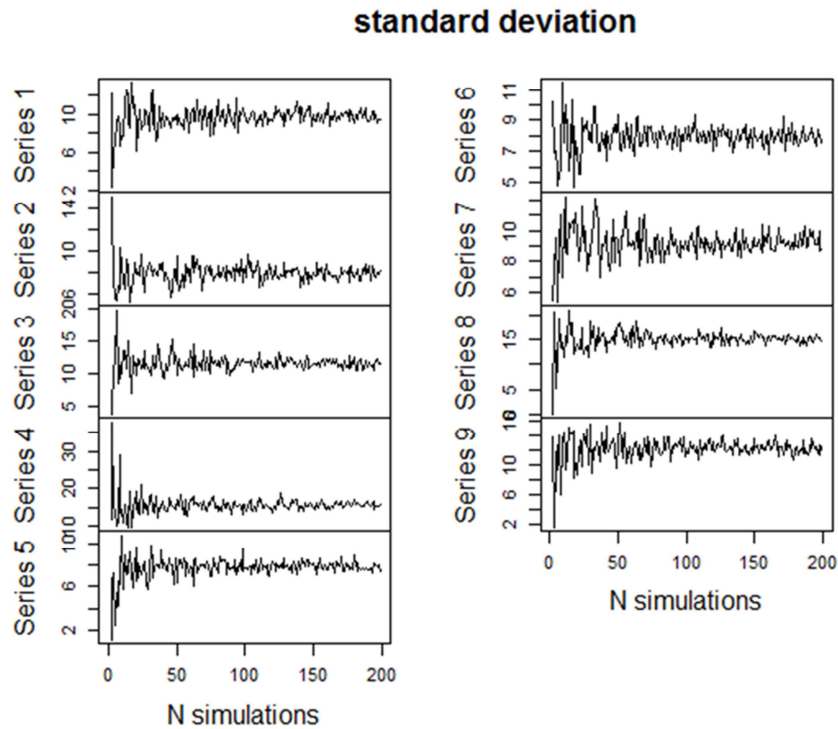


Table SI3: Probabilities of errors (P_{ij}) considering two others sub-groups of accuracy (in grey in the table), one for the names corresponding to one species alone in its genus (orphan species) and the other one for the names corresponding to several species in one genus which is alone in its family (orphan genus). This approach allowed testing a more rigorous but complex model (see Fig. SI2).

Selected trees	Taxonomic accuracy (group i)	N trees	taxonomic reliability			
			P1i (error of species)	P2i (error of genus)	P3i (error of family)	1-Pij with $i=j$ (correct determination)
$\geq 17.5\text{cm}$	species (1)	483	0.33	0.15	0.08	0.77
	orphan species (1')	279	0.13	0.13	0.06	0.87
	genus (2)	1206	1	0.30	0.18	0.70
	orphan genus (2')	29	1	0.21	0.21	0.79
	family (3)	209	1	1	0.13	0.87
	none (4)	19	1	1	1	0

Table SI4: Probabilities of errors (P_{ij}) considering two cases of extra-family error, one for the confusion with unknown species (species in rare genus correlated with no usual names – i.e. 370 species – error probability is noted P_{4i}) and another one for the confusion with a well-known species (corresponding to another usual name : $P_{3i}'=P_{3i}-P_{4i}$). This approach allowed testing a more rigorous but complex model (see Fig. SI3).

Selected trees	Taxonomic accuracy (group i)	N trees	taxonomic reliability			
			P1i (error of species)	P2i (error of genus)	P3i' (error of family but well-known species)	P4i (error with unknown species)
$\geq 17.5\text{cm}$	species (1)	762	0.24	0.14	0.06	0.02
	genus (2)	1235	1	0.28	0.14	0.04
	family (3)	209	1	1	0.11	0.04
	none (4)	19	1	1	1	0.47

Figure SI2: Correlation between α computed with our simple model and computed with the more complex model including the two new sub-groups (1' and 2') described in the table SI3 below. Figure shows results at the site scale. The two simulated values are highly correlated and lead to the same ranking (maximum difference = 2 points).

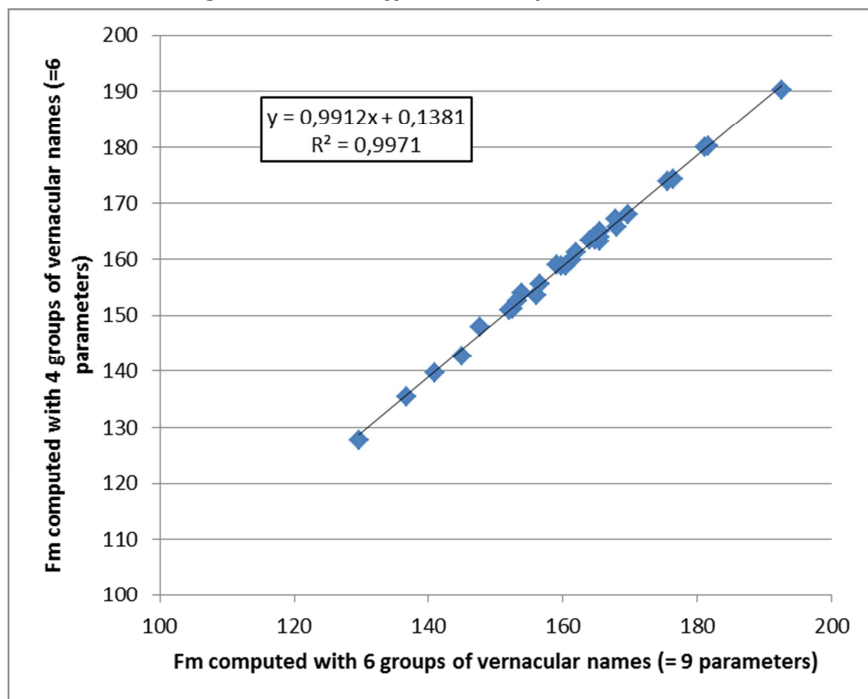
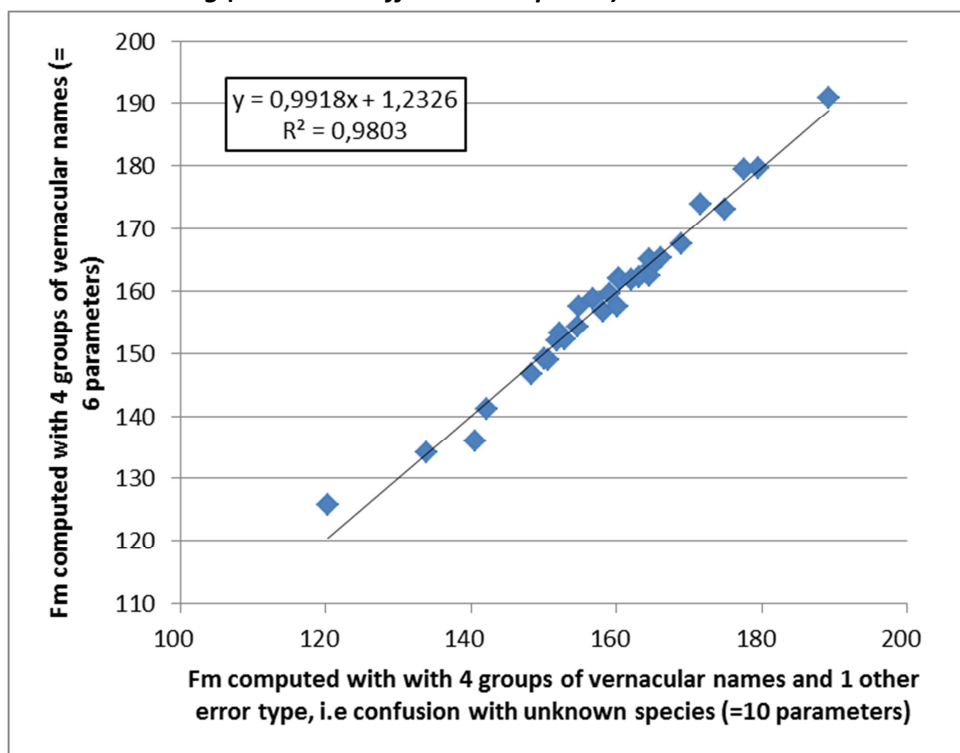


Figure SI3: Correlation between α_m computed with our simple model and computed with the more complex model including the two new error types (P4i and P'3i) described in the table SI4 below. Figure shows results at the site scale. The two simulated values are highly correlated and lead to the same ranking (maximum difference = 2 points).



S15 : R-Script to perform the diversity estimation from forest inventories

```
#####  
#  
library(vegan)  
library(entropart)  
#  
#####  
#  
# estim.divfor compute the entropy, using the vernacular name or variety of trees. This is done for  
# different site simultaneously.  
# The method used is described in Guitet et al. 2014  
#  
# Input datasets are required : #####  
#  
# inv: inventory dataset that contains the number of trees for each vernacular name and each site  
#   rows: site (1st col=ID)  
#   columns: vernacular name  
#  
# vern: table of correspondence between vernacular names and taxa,  
#   rows: vernacular name (1st col=ID) – with the same order and codes than in table inv  
#   2nd column: expected family (number - 0 if unknown)  
#   3rd column : expected genus (number - 0 if several)  
#   4th column : expected species (number - 0 if spp.)  
#   5th column that gives the expected taxonomic accuracy  
#       1 if the vernacular name is used for only one species  
#       2 if the vernacular name may be used for several species of the same genus  
#       3 if the vernacular name may be used for several species of the same family  
#       4 if there is no taxonomic correspondences.  
#  
# taxons: table of species with abundances,  
#   rows: species (1st col=ID)  
#   2nd column: family (used the same ID than in table vern)  
#   3rd column : genus (used the same ID than in table vern)  
#   4th column : species (used the same ID than in table vern and order with no missing number)  
#   5th column that gives the relative abundance (no 0 allowed) – it can be  
#  
# proba: table of reliability that contains the probabilities to make an identification error depending  
# on the expected taxonomic accuracy groups (deduced from table 3 in the article)  
#   rows: type of error  
#       1st row: groups of accuracy as specified in table vern (i.e. 1, 2, 3, 4)  
#       2nd row: probability of intra-genus error, i.e. P2i-P1i (here 0.11, 0, 0, 0)  
#       3rd row: probability of intra-family error, i.e. P3i-P2i (here 0.07, 0.10, 0, 0)  
#       4th row: probability of extra-family error, i.e. 1-P3i (here 0.08, 0.20, 0.14, 1)  
#  
### #####  
#  
# The estimation procedure works as follows:  
# You have to choose the indice : type (alpha or beta) and order (0,1,2)  
# The following steps are executed nb_it times :  
# 1) each tree has a vernacular name with the corresponding category, and an expected species  
(table vern)
```

```

# 2) we sample a value for each tree, uniformly distributed between 0 and 1.
# 3) this value is compared to the error probabilities of the category of the tree to determine the
type of error. (table proba)
# 4) - if there is an error, a species is attributed depending of the error type and the abundance.
(table taxons)
# - if there is no error, the species is the expected species for this vernacular name.
# 5) the entropy is computed for each site, using the total simulated species table using the divpart
function.
# The result is a table containing the diversity indexes for each site (row) and each iteration
(column)
#
# Warnings:
# The vernacular names in the table inv (columns) and in the table vern (rows) has to be similarly
ordered.
#####
#
# Function:

estim.divfor = function (inv,vern,taxons,proba,type,order,nb_it)
{

#####
#
# Re-definition of the sample function
#

resample <- function(x, ...) x[sample.int(length(x), ...)]

#####
#
# Dimensions of the tables
#

dim(inv) -> nb
dim(vern) -> nv
dim(taxons) -> nl
nb[1] * nb[2] -> nbcas

#####
#
# The vernacular names in the table inv (columns) and in the table vern (rows) has to be strictly the
same.
#
if (any(colnames(inv) != vern[,1]))
{
  print("Error: Arguments vern and inv dont have the same list of vernacular name.")
}

```

```
#####
#
# Attribute a species for each tree of each vernacular name
#

final <- matrix(data=0,nr=nb[1],nc=nb_it)

result <- array(0,dim = list(nb[1],nl[1],nb_it))

dimnames(result)[1] <- list(rownames(inv))

for (j in 1:nb[2])
{

  sites <- rep(rownames(inv),inv[,j])
  sites <- rep(sites,nb_it)
  eff <- sum(inv[,j])
  it <- c()

  for (k in 1:nb_it)
  {
    it <- c(it,rep(k,eff))
  }

  F <- vern[j,2]
  G <- vern[j,3]
  S <- vern[j,4]
  T <- vern[j,5]
  W <- proba[1,as.numeric(T)]
  B <- proba[2,as.numeric(T)]
  M <- proba[3,as.numeric(T)]
  tirage <- runif(eff*nb_it,min=0,max=1)
  esp <- matrix(NA,nrow=eff,ncol=nb_it)

  esp[ tirage < M | F+G+S == 0 ] <- resample( taxons[taxons[,1] != F ,3] , length(which(tirage < M |
F+G+S == 0)) , replace=T , taxons[taxons[,1] != F ,4])

  if (length(which(is.na(esp) & (T == 3 | tirage < M+B))) != 0)
  {
    if (length(which(taxons[,1] == F & taxons[,2] != G)) == 0)
    {
```

```

    esp[ is.na(esp) & (T == 3 | tirage < M+B) ] <- resample( taxons[taxons[,1] == F ,3] ,
length(which(is.na(esp) & (T == 3 | tirage < M+B))) , replace=T , taxons[taxons[,1] == F ,4])
  }
  else
  {
    esp[ is.na(esp) & (T == 3 | tirage < M+B) ] <- resample( taxons[taxons[,1] == F & taxons[,2] != G
,3] ,length(which(is.na(esp) & (T == 3 | tirage < M+B))) , replace=T , taxons[taxons[,1] == F &
taxons[,2] != G ,4])
  }
}
if (length(which(is.na(esp) & (T == 2 | tirage < M+B+W))) != 0)
{
  if (length(which(taxons[,2] == G & taxons[,3] != S)) == 0)
  {
    esp[ is.na(esp) & (T == 2 | tirage < M+B+W) ] <- resample( taxons[taxons[,2] == G ,3] ,
length(which(is.na(esp) & (T == 2 | tirage < M+B+W))) , replace=T , taxons[taxons[,2] == G ,4])
  }
  else
  {
    esp[ is.na(esp) & (T == 2 | tirage < M+B+W) ] <- resample( taxons[taxons[,2] == G & taxons[,3] !=
S ,3] , length(which(is.na(esp) & (T == 2 | tirage < M+B+W))) , replace=T , taxons[taxons[,2] == G &
taxons[,3] != S ,4])
  }
}

esp[is.na(esp)] <- S
if(length(sites)>0)
{
  for (i in 1:length(sites))
  {
    result[sites[i],esp[i],it[i]] <- 1+result[sites[i],esp[i],it[i]]
  }
}

}

#####
#
# Compute the divPart
#

for (i in 1:nb_it)
{

```

```

MetaCommunity(t(as.matrix(result[,i])),rep(1,nb[1]))->meta
DivPart(q=ordre,meta)->estim
if (type=="alpha")
{
final[,i] <- as.matrix(estim$CommunityAlphaEntropies)
}
else
{
final[,i] <- as.matrix(estim$CommunityBetaEntropies)
}

}

#####
#
# Return result: final is a table containing the indice for each site (row) and each iteration (column)
#

row.names(final) <- row.names(invent)
return(final)
}

```


Annexes

Annexe C : Chapitre II-3

Guitet S, Péliissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (2015) Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation* 24:1215-1237

Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest

Stéphane Guitet · Raphaël Pélissier · Olivier Brunaux ·
Gaëlle Jaouen · Daniel Sabatier

Received: 1 August 2014 / Revised: 15 December 2014 / Accepted: 18 December 2014
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2014

Abstract Geomorphic landscape features have been suggested as indicators of forest diversity. However, their explanatory power has not yet been explicitly tested at a regional scale in tropical rainforest. We used forest inventories conducted according to a stratified sampling design (3,132 plots in 111 transects at 33 sites) and holistic multi-scale geomorphological mapping derived from a Shuttle Radar Topography Mission digital elevation model to describe and explain spatial patterns in floristic composition across French Guiana (80,000 km²). We measured and identified 123,906 trees with DBH \geq 20 cm and used constrained and unconstrained ordinations to analyze variations in the abundance of 221 taxa and 51 families. Variance partitioning and variograms were used to detect spatial patterns in species composition, compare the explanatory power of spatial and environmental factors, and select the variables that best explain forest composition. Strong floristic patterns corresponded to a major latitudinal gradient and significant sub-regional floristic structure. Geomorphological landscapes shaped by historic climate fluctuations and major geological events successfully captured these patterns and explained the variation in abundance of 80 taxa, corresponding to 65 % of the inventoried trees. Our findings suggest

Communicated by Donald C Franklin.

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:[10.1007/s10531-014-0854-8](https://doi.org/10.1007/s10531-014-0854-8)) contains supplementary material, which is available to authorized users.

S. Guitet (✉)

INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier cedex 5, France
e-mail: stephane.guitet@cirad.fr

S. Guitet · O. Brunaux

ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP 7002, 97307 Cayenne Cedex, Guyane Française

R. Pélissier · D. Sabatier

IRD, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier Cedex 5, France

G. Jaouen

UMR EcoFoG, AgroParisTech, Campus agronomique, Guyane Française, BP 316, 97310 Kourou, France

that long-term forest dynamics are under substantial “geomorphographic control”. A geomorphological perspective on landscapes that incorporates current and past environmental filters and historical biogeographical processes could thus be used more systematically in tropical regions for regional planning and forest conservation.

Keywords Tree community · Landscapes · Geodiversity · Species distribution · Geomorphology

Introduction

Despite recent progress in the analysis and modeling of species diversity (Elith et al. 2011; Pavoine and Bonsall 2010; Rosindell et al. 2011), spatial patterns in the tree community composition of hyper-diverse rainforests are still poorly understood. Spatio-temporal processes that are supposed to explain them are partly theorized in niche (species habitat preferences) and neutral (population dispersal dynamics) models (Leibold et al. 2004). To disentangle these mechanisms, empirical ecological studies often infer ecological processes from an analysis of spatial patterns (McIntire and Fajardo 2009). One can, for instance, relate the spatial variation in species diversity to that in environmental determinants (e.g. soil, climate), while some spatial descriptors (e.g. geographical position, distance) can be used as surrogates for uncovering the scales of action of unmeasured or unmeasurable ecological processes (Dray et al. 2012). Among the environmental determinants, geodiversity (or geomorphodiversity) has often been mentioned (Thomas 2012; Tricart 1965) because the variations in background material directly influence soil properties and thus habitat suitability (Gray 2004; Parks and Mulligan 2010). It is also hypothesized that geomorphodiversity arise from paleo-environmental transformations that have potentially influenced migration routes by creating barriers and corridors (Santucci 2005). Geomorphodiversity, which results from interactions between many environmental processes over geological ages (climate change, erosion dynamics, tectonic movements, etc.), can thus shed light on biogeographical processes (Thomas 2011).

Several studies support the notion that modern Amazonian forest communities are marked by the imprint of major global environmental changes that occurred in pre-Pleistocene times (Ribas et al. 2012; Silva and Oren 1996). Paleo-climatic stability (inferred from latitude) and bedrock age are useful in explaining current alpha-diversity, whereas current climatic conditions are not (Stropp et al. 2009). The role of history suggests that new variables, which could account for past environmental filters, may help explain regional patterns of forest diversity. Landscape features shaped by diastrophic geological activities, have already been suggested as possible indicators of Amazonian beta-diversity (Hammond 2005; Sombroek 2000). However the explanatory power of this “geomorphic control” (as defined by Hammond in Hammond 2005) has never been tested explicitly.

French Guiana in Northeast Amazonia has fairly weak geological and altitudinal gradients but shows substantial geomorphodiversity resulting from differences in the susceptibility to erosion of its granitic substrates (Filleron et al. 2004). This has led the weathering mantle to diversify into contrasted landforms and soil covers (Sabatier et al. 1997), and these are thought to have influenced the long-term evolution of the forest. French Guiana may thus be viewed as an ideal case study to test the extent to which

geomorphodiversity can explain tree beta-diversity (i.e. variation in floristic composition). Should geomorphodiversity prove to be a strong predictor of beta-diversity, multi-scale geomorphological analyses could be an efficient tool for forest management planning.

The specific aims of our study are thus: (i) to identify spatial patterns in the floristic composition of French Guiana forest at local and regional scales, and (ii) to identify the relative and absolute contributions of geomorphological and other geographical factors in explaining these spatial patterns (i.e. facets, landforms, landscapes). We use a holistic geomorphological stratification (i.e. at facet, landform, landscape scales) and an extensive forest inventory to assess multi-scale environmental variations across French Guiana. We analyze the data using multivariate partitioning methods based on Simpson's metric of species diversity. Finally, we discuss the implication of our findings in terms of ecological insights that could help forest managers and conservation practitioners to prioritize their efforts both in French Guiana and throughout Amazonia.

Materials and methods

Study area

As part of the Guiana shield in Northern Amazonia, French Guiana (4°13'N, 52°59'W) covers about 85,000 km² and has a mean altitude of about 140 m above sea level with few mountainous peaks exceeding 800 m. Its climate is equatorial with a mean annual temperature of about 26 °C and rainfall ranging from 4,000 mm/year in the northeast to 2,000 mm/year in the south and west. The number of consecutive months with less than 100 mm precipitation (dry season) varies from two in the north to three in the south, with marked inter-annual variations. Fully 95 % of French Guiana is located on a 2.2–1.9 G year plutonic and volcanic basement. This substrate corresponds to the oldest and most homogeneous part of the Guiana Shield (Delor et al. 2003) and mainly supports ferralsols and Acrisols (see Table 1). The few sedimentary rocks found in the country correspond to Quaternary deposits in the coastal lowlands, rare Precambrian sandstone, and conglomerates and quartzite formations in a narrow northern belt, supporting more varied soil types (see Table 1). Savannas and mangroves are found only in the coastal sedimentary plain, and rainforest covers more than 90 % of the territory. Timber harvesting and agriculture are restricted to sub-coastal areas currently covering less than 500,000 ha, close to the largest towns and main roads.

Collection of forest inventory data

Plot sampling design

We selected 33 sites to represent the country's main geomorphological features and geological substrates, and to cover the forest extending outside the most disturbed coastal areas (see Fig. 1). Given the logistic constraints stemming from difficulties with accessibility, we made special efforts to sample the less documented southern part of French Guiana that is a National Park and is only reachable by river and helicopter after special authorization. To sample local environmental variability, we established two to four transects at each site, about 2.5–3 km long (total = 111 transects) in different directions. Each 20-m wide transect was divided into 100-m segments such that our 3,132 basic sampling units were 0.2-ha plots, nested within transects themselves nested within sites.

Table 1 Description of the 10 geomorphological landscape types defined from landforms distribution and classified into five larger categories (plains and valleys, multi-concave relief, multi-convex relief, plateaus, mountains)

Geomorphological landscape types and main categories (in <i>italic</i>)	Dominant landforms and main characteristics					Dominant soils		
	Landform types* (% of area in the landscape)	Mean altitude (m)	Mean altitude range (m)	Mean hillslope (%)	Flatness index (% upper areas with slope <5 %)		Wetness index (%) wet areas)	
Plains and valleys								
A Coastal plains with residual reliefs	14 (47 %)	12 (35 %)	<100	<40	<10	>60	50<	Arenosol, acrisol, gleysols
C Low joint-valleys	1 (31 %)	9 (30 %)	50–150	20–60	10–15	10–30	20–50	Acrisols dominant
<i>Multi-concave relief</i>								
D Multiconcave inland landscape	1 (37 %)	13 (24 %)	100–200	20–60	10–15	10–60	20–60	Arenosols dominant
<i>Multi-convex relief</i>								
B Complex multiconvex landscape	15 (26 %)	1 (21 %)	50–150	40–90	10–25	<30	<40	Acrisols and ferralsols
J Regular multiconvex landscape	4 (36 %)	15 (19 %)	<150	40–90	15–25	<10	<40	Acrisols dominant
I Low multiconvex landscape	1 (42 %)	9 (13 %)	50–150	40–60	10–15	10–30	<40	Acrisols and arenosols
Plateaus								
E Low plateau with inselbergs	1 (35 %)	5 (26 %)	50–200	40–60	10–20	10–30	<40	Ferralsols dominant
F Dissected plateau with inselbergs	5 (33 %)	15 (32 %)	50–200	40–90	10–25	<30	<40	Ferralsols dominant
G High plateau	15 (48 %)	7 (30 %)	50–200	60–150	15–25	<10	<40	Ferralsols dominant
All-slope relief								
H Mountains	8 (41 %)	7 (30 %)	50–200	>150	>20	<10	<40	Ferralsols and plinthosols

Dominant soil cover was characterized on the basis of 490 samples (depth 1.20 m)

* Landform types: 1 large flattened relief, 4 small rounded hill, 5 small flattened hill, 7 large, high hill, 8 very massive hill (small mountains), 9 half-orange, 12 wet hillock with low base-level, 13 wet hillock with high base-level, 14 large flattened, wet relief, 15 large, rounded hill (see supplementary material and Guitet et al. 2013)

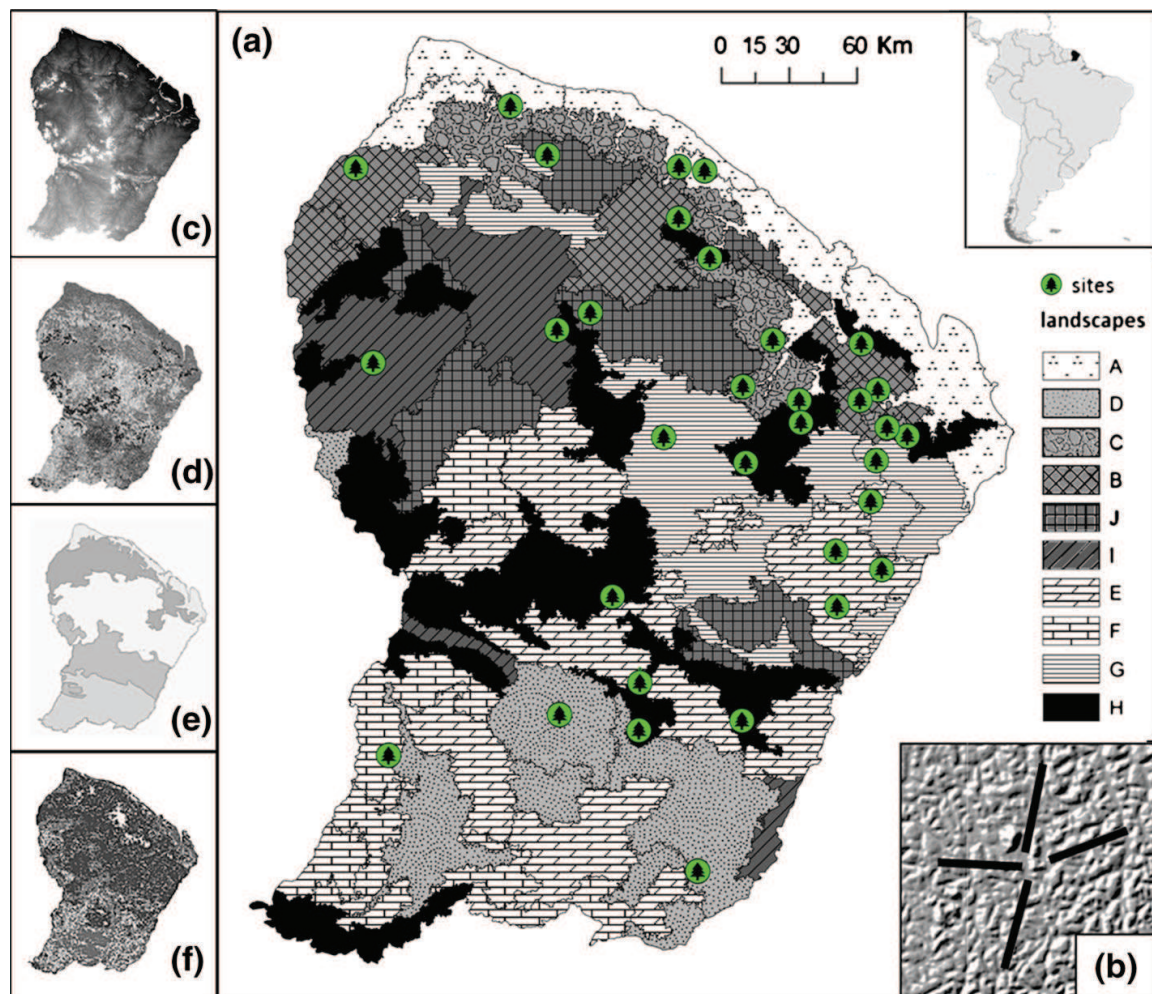


Fig. 1 Study area and sampling design **a** location of the different sites (circles) on geomorphological landscapes map (from Guitet et al. 2013—see table 1 for details); **b** example of sampling design within a site (transects in black); **c** elevation map from SRTM **d** geomorphological landforms (from Guitet et al. 2013); **e** expert-based biogeographic map (from Paget 1999); **f** vegetation types based on remote-sensing approach (from Gond et al. 2011)

The field campaign was conducted from 2006 to 2013. This nested sampling design had the advantage of allowing us to control scale-dependence effects by accounting for the appropriate spatial instrumental variables (sampling units) in analyses and by selecting the appropriate exchangeable units in Monte Carlo randomization tests of statistical significance (see “Data analysis” section).

Topographic description and soil sampling

All the plots were georeferenced using a Garmin 76CSx GPS receiver (Garmin Ltd., Southampton, UK) and delineated in the field using a Vertex laser clinometer (Haglöf Sweden AB, Langsele, Sweden). Each plot was classified by field operators based on a nine category toposequence position index (from riverside to hilltop). This classification was used to supplement the geomorphological descriptors (see Table 1). We also measured plot slope, length and elevation to correct surface areas and crosscheck the DEM-derived variables. Soil samples were also collected from 490 plots selected to represent the different topographical positions along each transect. These samples were analyzed for their

structure and chemical content (unpublished data) to assist with ecological interpretations, but were not directly included in the study analyses.

Tree sampling

All trees (including palms) greater than 20 cm in diameter at breast height (DBH at 1.3 m or above the buttresses) were identified by an experienced team of 13 “tree-plotters” who employed a standardized vernacular nomenclature refined to correspond either to botanical species, genera or families (Guitet et al. 2014). A total of 123,906 trees were sampled. Of these, 29 % were identified to species, 64 % to genus and 6 % to family level. This nomenclature proved to be 83 % accurate at the family level and 74 % accurate at the level of the most precise botanical equivalent of our vernacular names (i.e. the species, genus or family level) depending on the precision reached by the tree-plotters (Guitet et al. 2014). Only 810 trees were unidentified and these were grouped into a single category. In the following text, we use the generic term of *taxa* to refer to the most precise botanical equivalents of the vernacular names. The sampled trees belonged to 221 taxa of 51 families. As the Leguminosae family accounted for 23.8 % of all the trees, it was split into Mimosoideae, Papilionoideae and Caesalpinioideae sub-families (The Legume Phylogeny Working Group 2013).

Geomorphological stratification

We used the 30-m spatial resolution digital elevation model (DEM) provided by NASA’s Shuttle Radar Topography Mission (Farr et al. 2007) to produce a regional multi-scale characterization of geomorphodiversity. We first selected four local parameters derived from the DEM: elevation considered as a good proxy for altitude above sea level, mean slope (over eight neighboring pixels), catchment area (log-transformed) considered as a basic wetness index, and Height Above the Nearest Drainage [HAND; Renno et al. (2008)] as a proxy for local soil water conditions.

We also included geomorphological landform and landscape classifications resulting from a previous object-oriented analysis of medium-scale variations in micro-relief (Guitet et al. 2013). This previous analysis defined 224,000 landform units ($<1 \text{ km}^2$) that we further classified into 13 different types based on elevation, vertical profile, horizontal shape, wetness, slope, and area parameters (Fig. SI1). As the landforms showed a spatially structured distribution at the regional scale (Fig. 1d), a segmentation algorithm using dominance, diversity and aggregation indices was used to delineate 82 homogeneous geomorphological landscapes ($100\text{--}5,000 \text{ km}^2$), which we subsequently classified into ten different landscape types (Table 1; Fig. 1c, Fig. SI2). This multi-scale analysis allowed us to capture landforms and landscape diversity without defining the scale of perception a priori. The geomorphological landform and landscape classifications were further cross-validated based on topographical data collected at the study sites during field work.

Data analysis

Our general approach was based on multivariate multi-scale analyses (Dray et al. 2012) of the forest inventory and environmental data described above. These analyses can be summarized as four steps. First, we identified the most significant patterns of variation in floristic composition (beta-diversity patterns) using Non-Symmetric Correspondence

Table 2 Variables tested to explain diversity patterns and spatial patterns in floristic composition of French Guiana forest at multiple scales

Variables	Sources	Modalities	Scales
Geomorphological variables			
Mean elevation	SRTM validated by field measurements ($R^2 = 0.98$)	27–822 m	30 m
Mean slope	SRTM validated by maximum slope measured on field ($R^2 = 0.40$)	0–142 %	30 m
Wetness	SRTM—log of catchment area	0–5.4	30 m
HAND	SRTM—Height Above Nearest Drainage from Renno et al. (2008)	0–241	30 m
Topographic position	Field measurement	9 categories	100 m
Landform types	SRTM—Guitet et al. (2013)	13 categories	>200 m
Landscape types	SRTM—Guitet et al. (2013)	10 categories	>5 km
Other explanatory variables			
Geology	BRGM map—Delor et al. (2003)	8 categories	>200 m
Rainfall	TRMM—Huffman et al. (2007)	2,388–3,211 mm/year	8 km
Dry season length	TRMM—Huffman et al. (2007)	1–3 months	8 km
Biogeographical domains	Expertise—Paget (1999)	5 categories	>8 km
Vegetation type	SPOT-vegetation—Gond et al. (2011)	5 categories	1 km

Analysis (NSCA, Gimaret Carpentier et al. 1998) of both the family-by-plot and taxa-by-plot abundance tables, then attempted to explain these patterns by introducing the seven geomorphological variables (Table 2) as explanatory variables in constraint NSCA. Secondly, we characterized and tested the spatial patterns displayed along the main constrained and unconstrained NSCA axes using a variogram-based approach (Couteron and Ollier 2005). Thirdly, we used Moran's Eigenvector Maps (MEM; Dray et al. 2012) to explicitly introduce spatial components into the constrained model and to partition the determinants of beta-diversity between environmental, instrumental (i.e. sampling) and spatial effects (Borcard et al. 1992). We then built the most parsimonious ANOVA-like model that accounted for the most significant environmental and spatial effects, and designed Monte Carlo randomizations to test these effects while taking to account of scale-dependent effects. Finally, this model was compared to alternative models routinely used in French Guiana for operational planning and based on either more conventional environmental variables (geology, rainfall, etc.) or expert-based, remote-sensing forest classifications (see Table 2).

All statistical analyses were performed using R software version 3.0 (R Development Core Team 2009) and the add-on packages “ade4” (Dray and Dufour 2007), “vegan” (Oksanen et al. 2007) and personal routines available at <http://pelissier.free.fr/Diversity.html>.

Step 1: Analysis of floristic composition using constraint and unconstraint ordinations

To detect beta-diversity patterns (i.e. patterns of variation in floristic composition), we first analyzed our forest inventory data using NSCA, an analytical approach that relies on Simpson's metric of species diversity (Gimaret Carpentier et al. 1998) and is thus insensitive to the low frequencies of rare species (Pelissier and Couteron 2007). NSCA therefore

places emphasis on the most common species that are also the most accurately identified by forest-plotters. It thus shows variations in main floristic background instead of highlighting the most peculiar situations, as does for instance classical Correspondence Analysis (Couteron et al. 2003; Rejou-Mechain et al. 2008). In fact, Simpson's diversity computed from forest inventory data shows very good correlations with precise botanical data from the same sites (Guitet et al. 2014).

The effect of environmental variables on beta-diversity patterns was then investigated by NSCA on Instrumental Variables (NSCAIV) and partial NSCAIV (pNSCAIV). These analyses amount to applying to NSCA the classical principles of canonical and partial canonical analyses sensu Legendre and Legendre (1998). NSCAIV and pNSCAIV can be used to detect beta-diversity patterns that are (or are not) explained by environmental variables. Comparing the variance of the floristic tables obtained by NSCA with that obtained by NSCAIV (or pNSCAIV), partitions the diversity into fractions that are explained (or unexplained) by the explanatory variables (Pelissier et al. 2003). The correlation of the explanatory variables and their contribution to the main axes also helps to quantify their relative influence on floristic variations.

We used as explanatory environmental variables the seven geomorphological variables derived from the DEM and our geomorphological stratification (Table 2), introduced one by one or all together.

Step 2: Detection and characterization of spatial patterns using variograms

Floristic spatial structures (i.e. spatial patterns) were characterized and tested against spatial randomness using variogram-like functions that partition beta-diversity between pairs of plots with respect to their inter-plot geographical distances. The method was applied both to the complete abundance tables with beta-diversity measured in Simpson's metric or to the fraction of (Simpson's) beta-diversity displayed along the NSCA axes in the framework of the Multi-Scale Ordination (MSO; Couteron and Ollier 2005). MSO applies to constrained (NSCAIV) and residual (pNSCAIV) ordination axes so that comparing the variogram-like functions derived from NSCA, NSCAIV and pNSCAIV can indicate whether the explanatory variables account for the main spatial patterns observed in the data. Monte Carlo randomization procedures were used to test the statistical significance of the deviations of the variogram-like functions, with the null hypothesis being the absence of any spatial structure. These procedures were used to determine whether the floristic composition of two plots located a given distance apart was on average more or less similar (i.e. had higher or lower Simpson's beta-diversity values) than expected for spatially independent plots.

Step 3: Partitioning the environmental and spatial effects in a global model

Environmental and spatial effects were disentangled by introduced MEM as explanatory variables in NSCAIV and pNSCAIV (Dray et al. 2012). MEMs are orthogonal eigenvectors derived from a neighborhood matrix of the sampled locations that yield spatial correlation templates ranked from large- to fine-scale spatial structures (i.e. from highest to lowest Moran's I values, independently of the plots' floristic composition). We applied a forward selection procedure (Dray et al. 2012) in order to retain in the spatial matrix only the most significant MEMs (i.e. with $p < 0.05$), and used these MEMs as explanatory variables, in NSCAIV and pNSCAIV, to highlight spatially structured beta-diversity

patterns. With reference to Borcard's et al. (1992) variance partitioning procedure, we then used the above spatial matrix and the environmental matrix to estimate:

- (i) the fraction of beta-diversity explained by the environmental variables once the effect of the spatial variables had been removed, i.e. the spatially unstructured environmental component or “pure environmental effect” (fraction a in Borcard et al. 1992);
- (ii) the fraction explained by the spatial variables once the effect of the environmental variables had been removed, i.e. the “pure spatial effect” (fraction c in Borcard et al. 1992);
- (iii) the fraction of the environmental effect that is spatially structured, called hereinafter the “mixed effect” (fraction d in Borcard et al. 1992).

This framework allowed us to select the environmental variables accounting for the largest proportion of the “pure environmental effect” (variable E) and the largest proportion of the “mixed effect” (variable M). Introducing sampling compartments (transects and sites) as instrumental variables in the same framework allowed us to determine the most appropriate sampling level (S) accounting for the “pure spatial effect”.

In order to test to what extent geomorphological variables can explain beta-diversity patterns while avoiding spatial dependence effects and pseudo-replication bias, we used restricted randomization procedures based on ANOVA-like pseudo-F ratios (Pelissier and Coueron 2007). We tested the effect of the environmental variable that showed the greatest “mixed effect” (M) by randomizing the appropriated exchangeable sampling compartments (S) between the categories of M. Likewise, we tested the effect of the environmental variable that showed the greatest “pure environmental effect” (E) by randomizing the elementary sampling units (i.e. the plots) between the categories of E restricted within the sampling compartments (S). This meant that variable M, which approximated the “mixed effect”, was tested while minimizing pseudo-replication bias due to distance-dependence from the pure spatial effect, and variable E, which approximated the “pure environmental effect”, was tested while taking the largest part of spatial structures into account (see for instance Anderson and Braak 2003).

Step 4: Comparison with conventional approaches

In order to compare the efficiency of our geomorphology-based approach with that of more conventional approaches we ran the same analyses with environmental explanatory variables such as climate and geology that are generally considered as the main factors influencing tropical beta-diversity (Higgins et al. 2011) and are often used to defined ecoregions (Bailey 2004). Data on dry season length and annual rainfall were provided by TRMM (Huffman et al. 2007) and geology data were extracted from the map in Delor et al. (2003). We also introduced two layers commonly used as references for practical forest management and conservation planning in French Guiana: Paget's (1999) classification into five latitudinal biogeographical domains based on an expert-based approach combining climate, geology and expert phytogeographical knowledge (Fig. 1e), and the five forest types identified by Gond et al. (2011) from remote-sensing data derived from SPOT-vegetation satellite images, and which showed a broad-scale north–south organization partly consistent with the main rainfall gradient and the biogeographical domains (Fig. 1f).

Results

Floristic analyses revealed marked broad-scale beta-diversity patterns

The NSCA at the family level showed three prominent axes accounting for 55 % of total between-plot diversity and exhibiting significant spatial patterns (Fig. 2): (i) along axis 1 (24 % of total between-plot diversity), a decreasing abundance of Burseraceae and Mimosoideae anti-correlated with an increasing abundance of Lecythidaceae and Caesalpinioideae, resulting in a regular regional gradient from southeast to northwest French Guiana; (ii) along axis 2 (17 % of total between-plot diversity), two anti-correlated gradients in abundances of Lecythidaceae and Caesalpinioideae showing a marked spatial pattern for inter-plot distances of less than 150 km resulting in sub-regional patches dominated by Lecythidaceae mainly in the north-east and patches dominated by Caesalpinioideae in the east, south-west and north-west; (iii) along axis 3 (14 % of total between-plot diversity), a gradient of increasing abundance of both Chrysobalanaceae and Sapotaceae showing a marked local auto-correlation below 10 km resulting in sparse clusters dominated by these two families.

The same NSCA at the taxa level (i.e. on the 221 most precise botanical equivalents) showed two prominent axes accounting for 26 % of total between-plot diversity (Fig. 3). This analysis appeared to be very consistent with the family-level NSCA and supported the observations made at the family level: (i) axis 1 (15 % of total between-plot diversity) was

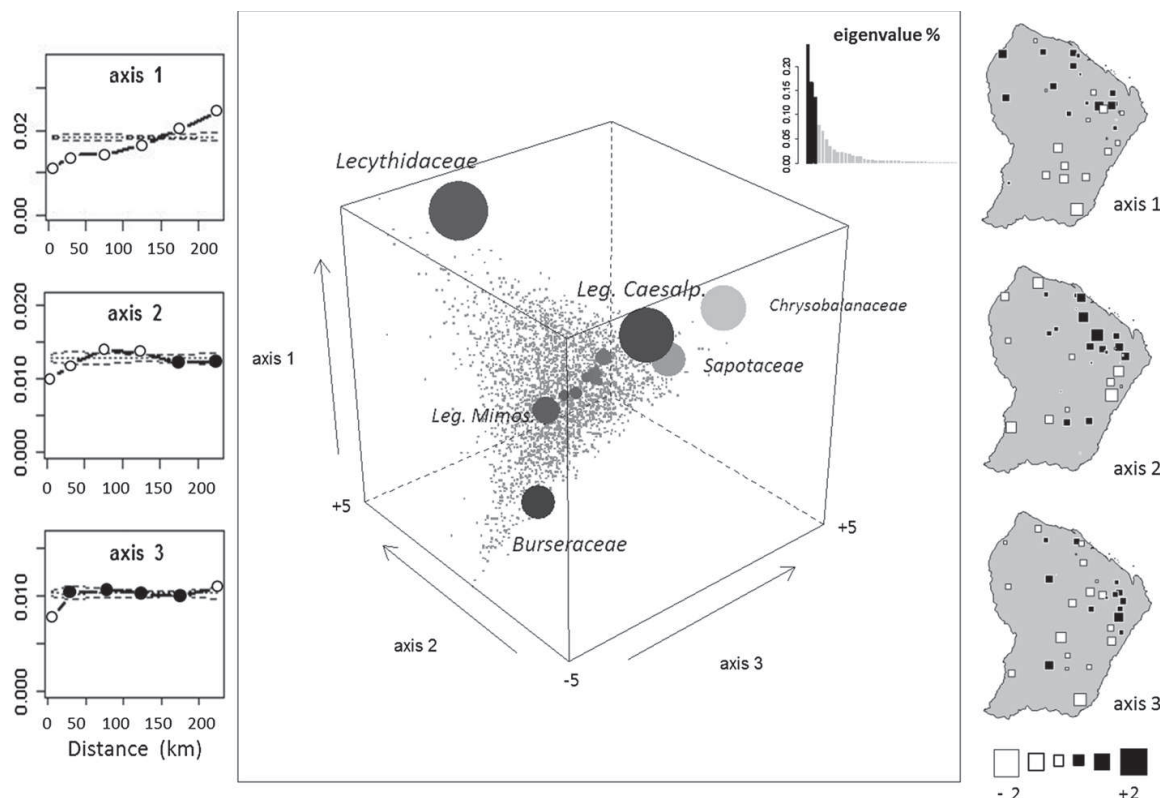


Fig. 2 Central panel projection of plot (points) and family scores (circles) on the 3 main axes of the NSCA with the family-by-plot abundance table—circle size is proportional to abundance and grey levels indicate family position on axis 3—only the families with the greatest contributions are indicated. Left column MSO variograms of axes 1–3 with dotted lines indicating 95 % confidence intervals of the null hypothesis (significant points in white and non-significant in black). Right column mean per site of plot scores along axes 1–3, projected on maps

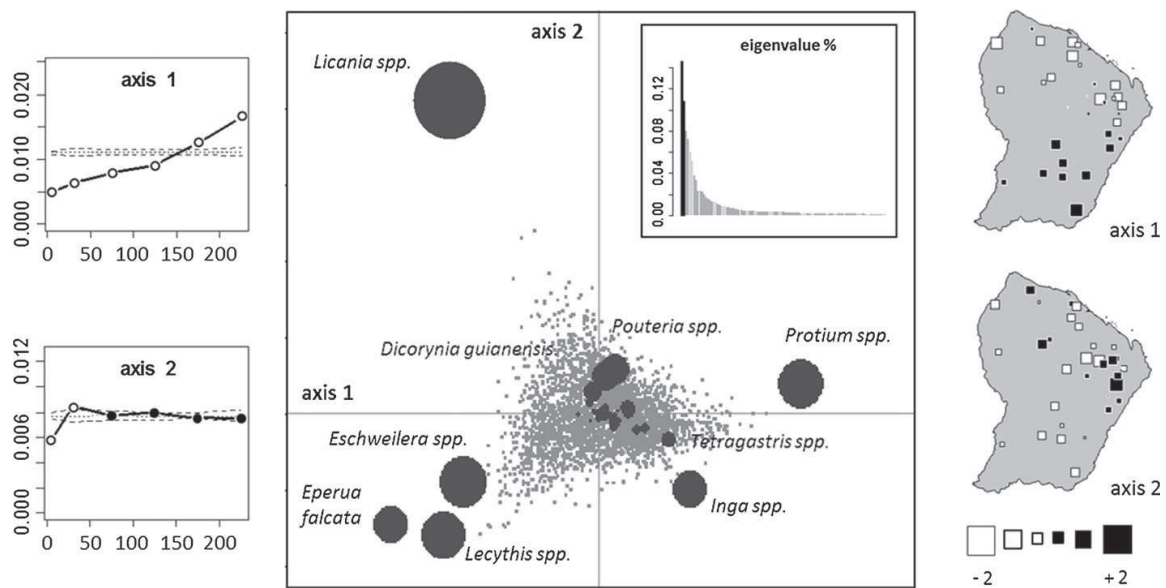


Fig. 3 Central panel projection of plot (grey points) and taxa (black circles) scores on the 2 main axes of the NSCA on the taxa-by-plot abundance table—circle size is proportional to taxa abundance. Left panel variograms of MSO on axes 1 and 2 with dotted lines indicating 95 % confidence intervals of the null hypothesis (significant points in white and non-significant in black). Right panel mean per site of plot scores along axes 1 and 2, projected on maps

dominated on its positive side by *Protium* spp. (the most abundant Burseraceae genus) and *Inga* spp. (the most abundant Mimosoideae genus), while the negative side was dominated by *Eperua falcata* (the most abundant Caesalpinioideae species) along with the two most abundant Lecythidaceae genera (*Lecythis* spp. and *Eschweilera* spp.), and corresponded to the marked north–south regional gradient also detected at the family level; (ii) axis 2 (11 % of total between-plot diversity) was correlated on the positive side with *Licania* spp. (the most abundant Chrysobalanaceae genus), *Pouteria* spp. (the most abundant Sapotaceae genus) and *Dicorynia guianensis*, (the second most common Caesalpinioideae species), whereas *Inga* spp. and the group including *E. falcata*, *Lecythis* spp. and *Eschweilera* spp. were located on the negative side. This axis showed significant spatial dependence over short distances (ca. 50 km) that featured two northern clusters (corresponding to high abundances of *Licania* spp., *Pouteria* spp. and *D. guianensis*) separated by a central strip.

Beta-diversity and spatial patterns are clearly related to geomorphological variables

When the seven geomorphological variables were used to approximate the floristic table by NSCAIV they explained 19 and 20 % of the family and taxa beta-diversity patterns, respectively. At the family level (Fig. 4), the first NSCAIV axis (35 % of NSCAIV inertia) was negatively correlated with the first NSCA axis and was mainly determined by opposition between multi-concave landscapes (D) and multi-convex landscapes (B, I, J). The second NSCAIV axis (17 % of NSCAIV inertia), which was closely correlated with the second NSCA axis, was mainly formed by opposition between mountainous landscapes (H) and plateaus with inselbergs (E, F). The other geomorphological variables appeared to be less important except height above nearest drainage (HAND) and also elevation and landform type 8 (very massive hills) which, as expected, were correlated with mountainous landscapes (H). Landform 9 (half-orange) and slope were also associated with multi-convex landscapes (B, J) on axis 1. Landform 12 (wet hillocks on low base-level) and valley landscapes (C) were negatively correlated with axis 2.

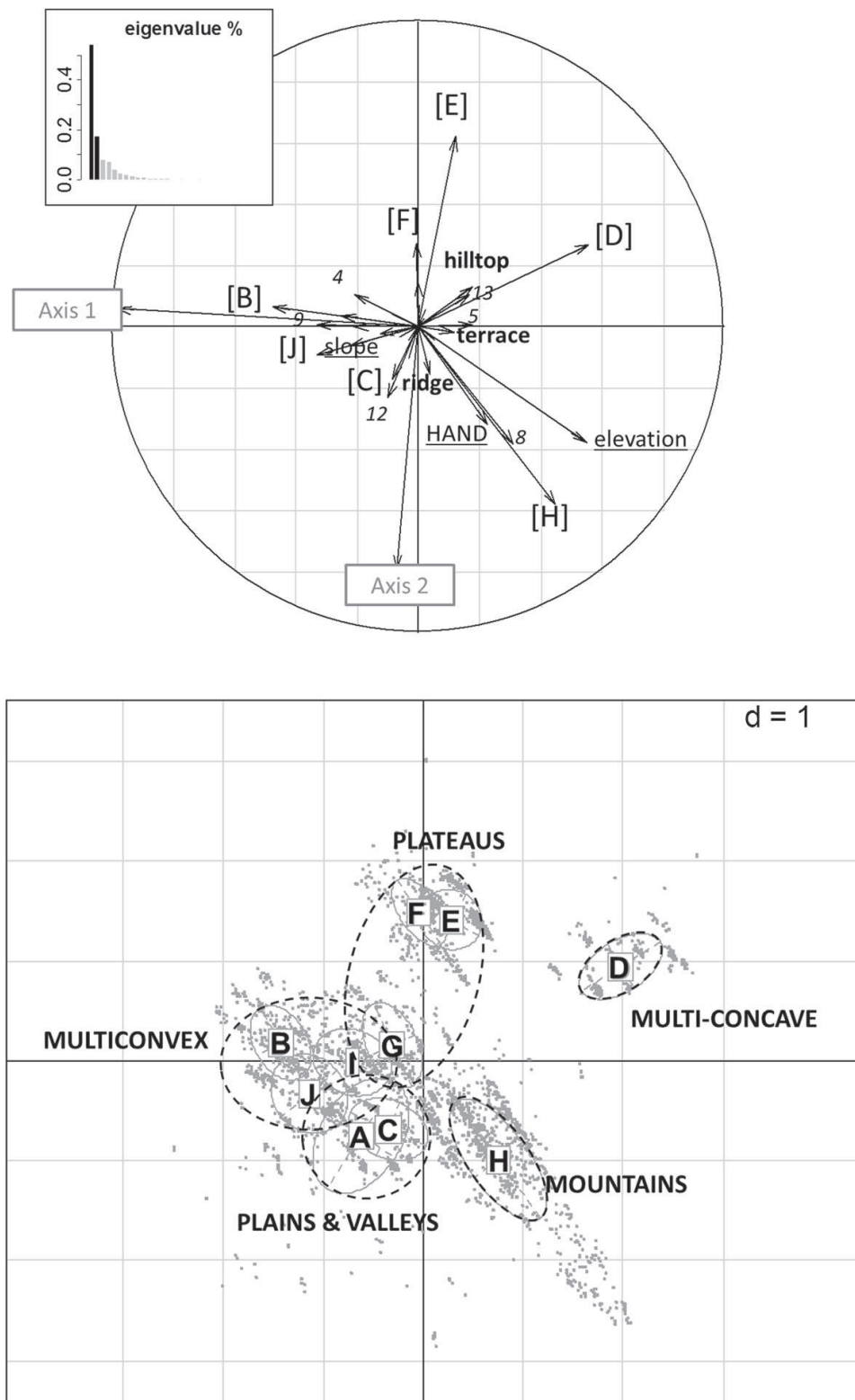


Fig. 4 Upper panel correlation circle for the first 2 axes of NSCAIV performed on the family abundance table with respect to geomorphological explanatory variables (*letters in brackets* refer to landscape codes while *numbers* refer to landform codes explained in Table 1—topographical positions are noted in **bold** and other variables are underlined—only the most contributing variables are indicated). Lower panel projection of plots on NSCAIV factorial plan 1–2 clustered by landscape types (*letters and ellipses*) that can be grouped into five main categories (*dotted lines*)

Consistent results were obtained at the taxa level. A strong correlation was observed between NSCAIV and NSCA axes, and a prominent contribution was made by landscape types (Fig. 5). Mountains (H) and multi-concave landscapes (D) were opposed to valleys (C) and multi-convex landscapes (B, I, J) on the first axis (52 % of NSCAIV inertia); and type E plateaus were opposed to multi-concave landscapes (D) and valleys (C) on axis 2 (18 % of NSCAIV inertia). However, we noted that other variables made a greater contribution at the taxon than the family level, especially topographical position on axis 2 that shaped a gradient from the upper topographical positions on the positive side (flat hill-top, upper-slope and ridge) to the lower topographical positions on the negative side (terrace, large talweg and narrow talweg). As expected, these lower topographical positions were also correlated with the smallest landform types 12, 13 (wet hillocks), with type 14 (large flattened and wet relief) and with the wetness index.

In order to represent the spatially structured components of the floristic gradients, we selected 124 and 113 significant MEMs ($p < 0.05$) for the family and taxa abundances tables, respectively, and introduced these into the corresponding NSCAIV. Though slightly different in the two cases, the selected MEMs represented only very broad-scale structures (i.e. high Moran's values). The MEMs explained 36 and 33 % of family and taxa between-plot diversity, respectively, indicating that the beta-diversity patterns were strongly structured on a broad scale.

We then used the geomorphological variables to approximate the fitted and residual tables resulting from the NSCAIV constrained by the MEMs. This led us to partition between-plot diversity into a pure environmental component, a pure spatial component and a mixed component corresponding to the spatially structured environmental effect (Fig. 6). The pure environmental component was weak at both family and taxa levels (1.3 and 2.6 %, respectively) whereas the mixed component and pure spatial component corresponded to larger and fairly equivalent parts of between-plot diversity (respectively 17.5 and 17 % for “mixed effect” and 18.4 and 16 % for “pure space effect”). Regarding the geomorphological variables, geomorphological landscapes explained the largest fraction of the spatially structured between-plot diversity (“mixed effects”) at both family (13 %) and taxa (12 %) levels, while the other geomorphological variables explained no more than 1–6 %. Topography was the geomorphological factor that showed the highest “pure environmental effect”, accounting for 1.4 and 0.5 % of between-plot diversity at the family and taxa levels, respectively.

The same partitioning procedure based on conventional environmental variables (geology and climate) explained less than 10 % of between-plot diversity, while biogeographical domains and remotely-sensed vegetation types customarily used by managers to approximate forest types led to even lower explanatory power (3–8 %) at both family and taxa levels (Fig. 6).

Variance partitioning using the sampling compartments as explanatory variables showed that the site effect accounted for more than two-thirds of the spatial effects, explaining 27 and 26 % of between-plot diversity at family and taxa levels, respectively, while the transect effect accounted for almost all the spatial effects, i.e. 33 and 30.5 % of between-plot diversity at the family and taxa levels, respectively (Fig. 6).

Geomorphological landscapes are sufficient to account for the main broad-scale variations in floristic composition

Based on the results presented above, we tested to what extent the geomorphological landscapes effect could explain the main taxa abundances, using transects as exchangeable

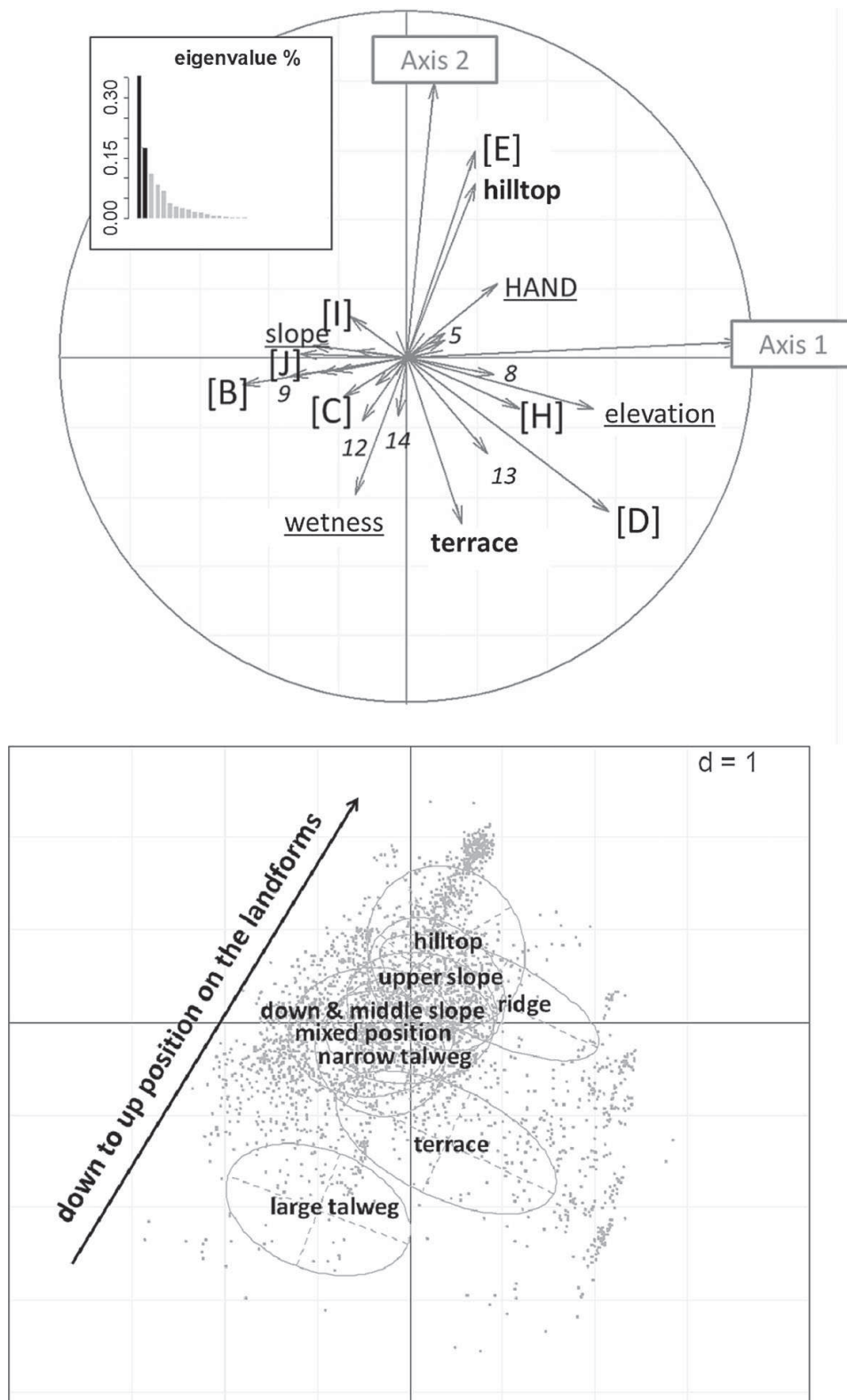


Fig. 5 Upper panel correlation circle for the first 2 axes of NSCAIV performed on the taxa abundance table with respect to geomorphological explanatory variables (*letters* in brackets refer to landscape codes while *numbers* refer to landform codes explained in Table 1—topographical positions are noted in *bold* and other variables are *underlined*—only the most contributing variables are indicated). Lower panel projection of plots on NSCAIV factorial plan 1–2 grouped by topographical position (*lower panel*) showing a variation in composition from lower to upper positions

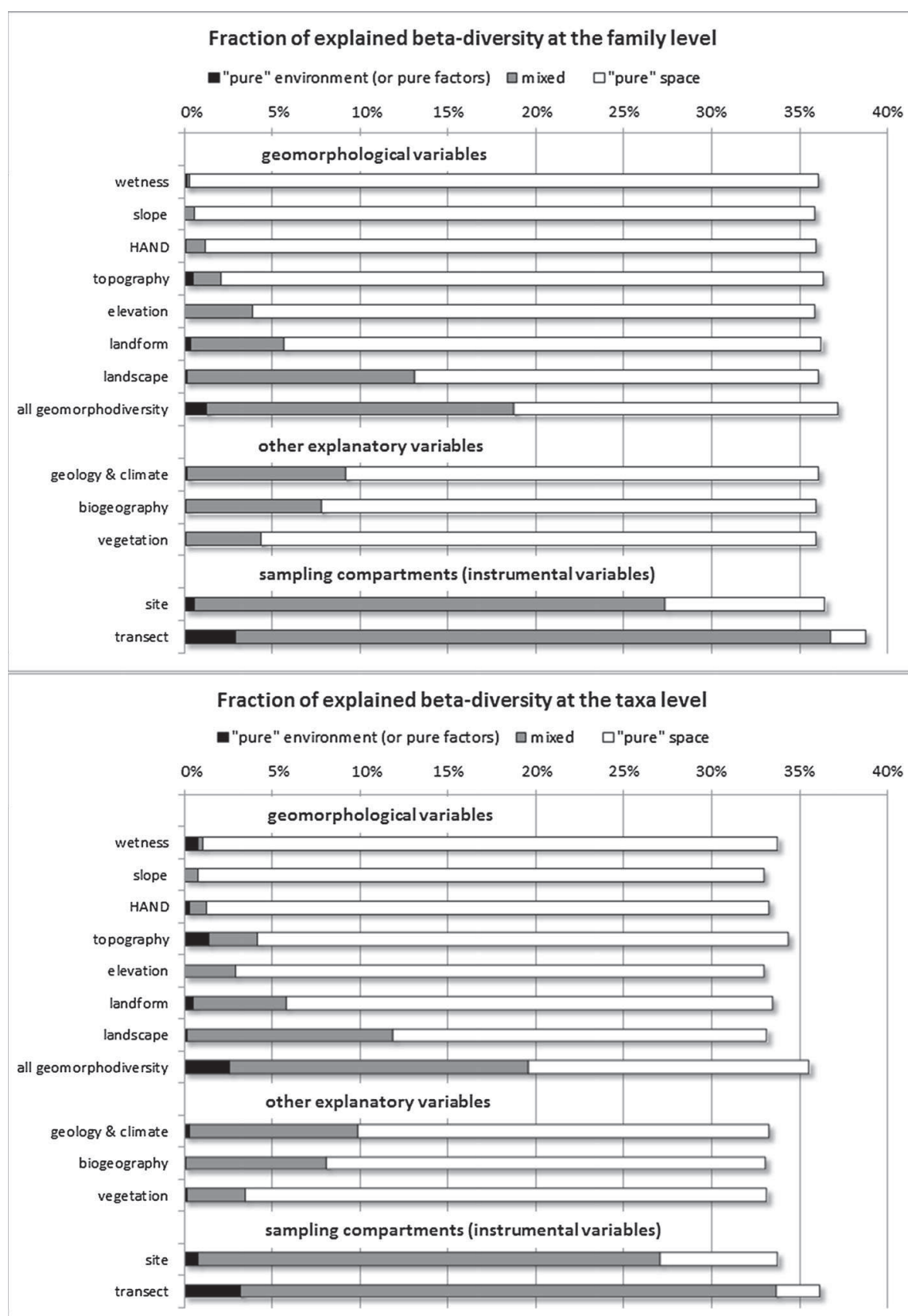


Fig. 6 Variance partitioning in relation to different instrumental variables (given on the *vertical axis*) and spatial variables (defined by the MEMs). *Percentages* indicate the ratio between explained variance obtained with NSCAIV and total diversity obtained with original NSCA. Explanatory factors are geomorphological variables used as environmental variables one by one and all together in the first part, combination of different forest descriptors as explanatory variables in the second part, and sampling compartments as instrumental variables in the *last part*

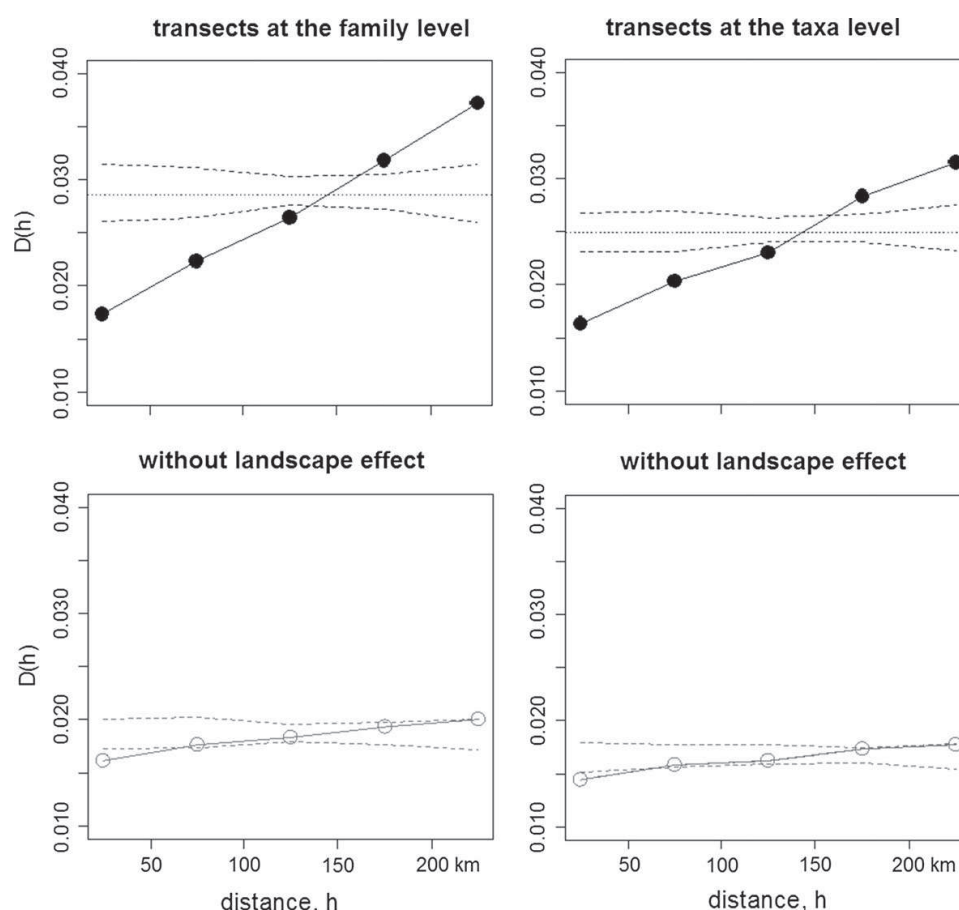


Fig. 7 Multi-Scale Ordination (MSO) performed on the family-by-transect table (on the left) and the taxa-by-transect table (on the right). Full points correspond to the MSO on total tables. Empty points correspond to the MSO after removal of the geomorphological landscape effect. Dotted lines represent the 95 % bilateral intervals computed from 99 permutations between the sampling units

sampling units in our permutation tests (considering their efficiency to include almost all the spatial dependence effects). This showed that geomorphological landscapes significantly accounted for the abundance variations of 80 taxa and 20 families ($p < 0.005$), corresponding to 65 and 77 % of the trees (see Supplementary Information Table SI3). In contrast, the topography effect, locally tested by permuting the plots between topographical categories within each transect, accounted for the abundance variations of 21 taxa and 7 families ($p < 0.005$), corresponding to 37 and 43 % of the trees.

The geomorphological landscape effect also explained the main spatial structures seen when introduced in MSO and applied to the total family-by-transect and taxa-by-transect tables, though slight autocorrelation was still seen below 50 km (Fig. 7). The same analyses using geology and climate as predictors showed significant scale-dependence effects below 100 km and above 150 km (not shown).

Discussion

Regional beta-diversity patterns nested in continental gradients

Our multivariate analyses demonstrated that the rainforest of French Guiana is subject to complex, significant floristic variations, with regional patterns that include a marked

latitudinal gradient. Variance partitioning showed that these broad-scale patterns are not closely related to geology or climate, as is commonly assumed by previous hypotheses, but are more comprehensively explained by geomorphological landscapes that express regional geomorphodiversity. It was no surprise that these patterns on a regional scale fit within the continental patterns previously described across Amazonia.

The Guiana shield differs from the Amazonia basin by its high level of endemism (Da Silva et al. 2005; Lopez-Osorio and Miranda-Esquivel 2010) and an unusual species composition (ter Steege et al. 2003). This particularity stems from a marked continental-scale family gradient of increasing Leguminosae abundance from southwest to northeast Amazonia (ter Steege et al. 2006) and secondary gradients of increasing Burseraceae at both genus (Emilio et al. 2010) and family (ter Steege et al. 2006) levels from northwest to southeast. On our regional scale, the most prominent pattern was also a marked latitudinal northwest to southeast gradient closely related to an increasing abundance of Burseraceae and a decreasing abundance of Lecythidaceae. This gradient also partly correlated with variations in the abundances of the principal Leguminosae sub-families corresponding to a shift between Caesalpinioideae and Mimosoideae from north to south. The same pattern has previously been detected in nearby Guyana with far more Lecythidaceae and *E. falcata* (the most abundant Caesalpinioideae) in the central and northern parts of the country (ter Steege 1998). These matches between regional and more continental gradients suggest that the regional broad-scale patterns detected at both family and taxa levels are partly nested within a larger continental framework and could be explained by similar large-scale structuring processes.

Rainfall, dry season intensity and geology were the main factors proposed in recent studies to explain these forest diversity patterns in Amazonia (Albernaz et al. 2012; Emilio et al. 2010; Stropp et al. 2009). These factors do indeed vary greatly on the continental scale (Sombroek 2000): from 1,200 mm/y to 6,400 mm/y for rainfall, from 0 to 6 months for dry season length and, for geology, from old crystalline bedrock from the Proterozoic (>2500 Ma) to recent sediments originating from Andean orogeny during the Cenozoic (<66 Ma) resulting in very different soil fertilities. They are consequently proposed as surrogates in the selection of reserve areas and for sampling Amazonian species diversity (Schulman et al. 2007). However, on our scale, these factors are more homogeneous and in our study explained less than 10 % of the variations in floristic composition.

In fact, even though French Guiana has a significant rainfall gradient, the fairly substantial total rainfall it receives (far above the 1,500 mm/y threshold that marks the transition between evergreen and semi-deciduous forest), and the short dry season (1–3 months with temporally well distributed rains even in its driest area), combine to reduce the impact of climate on vegetation in this region. Moreover, a series of ice-ages and episodic ENSO events may also have drastically modified spatio-temporal rainfall patterns over the past millennium in this region (Hammond 2005) such that present meteorological data (over a fairly short period of a few decades) may not reflect the average conditions that tree communities have experienced during their assembly. For all these reasons, we assume that the weakness of the climatic effect is not due to a lack of accuracy or precision of the tested data but rather to a lack of representativeness of the short period available for the climatic data in comparison with the ecosystem's life-time.

Because of its influence on soil, geology often has a significant impact on tropical forest vegetation, particularly when geological substrates with very dissimilar ages or properties are compared (Fayolle et al. 2012; Phillips et al. 2003). Beyond the direct effect of soil chemical properties on species composition, geology is sometimes recognized as influential on long-term forest dynamics: forests are more dynamic on rich than on poor soils,

such that speciation rates and evolutionary processes may differ (Stropp et al. 2009). The conventional distinction between nutrient-rich floodplains on quaternary sediment (“varzea”) and less productive drained uplands on older terrains (“terra firme”) is a common illustration of this effect on forest composition in the Amazonian basin (Clark et al. 1999; Sollins 1998). A rather similar effect has been put forward in Guyana to explain variations in composition between north and central Guyana on Berbice sedimentary formation and southern forests on crystalline substrate (ter Steege 1998). However, this effect has little relevance in French Guiana where (i) Precambrian crystalline rocks are very dominant over sedimentary rock, (ii) the very old, deep soil cover seems to have masked potential differences between soils developed from the alteration of various types of granites that are nevertheless chemically different, and (iii) soil weathering sequences are organized more locally along short catenas that vary according to geomorphological stages (Sabatier et al. 1997). As a result, even though similar patterns are detected in French Guiana, suggesting that similar ecological mechanisms affect forest composition on continental and regional scales, the same surrogates cannot be used to represent them. In particular, geology and climate are not reliable factors when considering conservation issues on this regional scale, as demonstrated herein.

Using geomorphological landscapes to approximate forest types

Our results demonstrate that a stratification based on regional geomorphodiversity, expressed by geomorphological landscapes, significantly explains beta-diversity patterns in French Guiana. We also show that a forest stratification based on this surrogate more efficiently captures variations in composition than expert- or remote sensing-based approaches as it explains a larger proportion of floristic variations and especially the distribution of many important taxa.

Previous botanical studies identified two forest types in French Guiana, a Caesalpinioideae-dominated forest assumed to be in the north, and a Burseraceae-dominated forest assumed to cover the south (Sabatier and Prévost 1990). The new insight provided herein by geomorphological landscapes expands on this distinction for taxa corresponding to more than 65 % of all individuals, including well-distributed taxa (e.g. *E. falcata*, *Licania* spp., Lauraceae—see Table SI4) and some rare and/or threatened species (e.g. *Vouacapoua americana*—see Table SI4). Based on these results we were able to define at least five main forest types defined by major landscape categories (i.e. plains & valleys, plateaus, mountains, multi-concave relief, multiconvex relief—see Fig. 4) coupled with dominant families (Tab. SI3): (i) forests dominated by Lecythidaceae covering the coastal plains and large valleys; (ii) Lecythidaceae mixed with Caesalpinioideae, and especially *E. falcata*, in multi-convex (hilly) landscapes that are common in the north; (iii) forests on plateaus, more common in central Guiana, associating Caesalpinioideae and especially *D. guianensis* that can be locally very abundant, with Burseraceae; (iv) Burseraceae becoming significantly more dominant on multi-concave landscapes (locally called “peneplains”) that are mainly situated in southern French Guiana, also including very abundant Vochysiaceae, Simaroubaceae and Mimosoideae; (v) Mimosoideae reaching their maximum abundance in the mountains that were seen to harbor greater local richness (Guitet et al. 2014) than other landscapes with far more diversified families and taxa including many Lauraceae. More subtle forest sub-types can also be documented based on the 10 landscape features identified in Fig. 1.

Our results, which underline the usefulness of geomorphological features as surrogates of forest composition, are consistent with those of a recent study that used monocotyledons

as subset taxa in central Amazonia and showed broad landform features as drivers of floristic patterns (Figueiredo et al. 2014). Our results also support the hypothesis that long-term forest dynamics are under “geomorphographic control”, as previously proposed for the Guiana shield (Hammond 2005), but which had not been formally verified before our study. Ecological conditions and geomorphological landscapes are of course closely related, such that relations between geomorphodiversity and biodiversity can be partly interpreted as a habitat filter (e.g. generally higher rainfall and lower temperatures with altitude in mountain landscapes, more intense waterlogging in plains and valleys, etc.). Moreover, soil type seems to be partly linked to landscape features, as observed with the soil samples collected during the same field work (see Table 1) and as previously demonstrated across Amazonia (Quesada et al. 2010). However, except in sporadic cases (such as small white-sand patches or duricrust), the major soil types encountered in French Guiana (i.e. ferralsols and acrisols) show few chemical or structural differences (Quesada et al. 2009). Consequently, we assume that beyond this direct but weak niche effect, geomorphological landscapes principally include the imprint of past environmental filters and historical biogeographical processes that underlie differences in forest composition. In fact, the process of landforms formation is driven by tectonic, climatic and marine events that mark the geomorphological landscapes (Thomas 2011). These long-lasting events can also modify floral and faunal dynamics (Haffer 2008; Stehli and Webb 2002) and influence survival and migration processes, which seem to be relatively slow in tropical rainforests (Malcolm et al. 2006). We therefore assume that geomorphological landscapes are relevant proxies for forest long-term history. Geomorphological landscapes may therefore be viewed as an integrative marker of an ecological trajectory leading to major divergences in habitats and vegetation.

When geomorphology reveals divergent forest dynamics

Several factors point to regional tectonic background processes and recent climate changes being linked to observed geomorphological landscapes and their specific forest composition. For instance, the accumulation of sediments carried by Amazonian waters along the Guianan coasts has resulted in slight subsidence of the continental shelf (Warne et al. 2002) in front of the Guiana Shield. A consecutive 40-m upheaval over the last 300,000 years has also been detected in inland north-western French Guiana (Palvadeau 1998) due to crustal deformations. The sinking of the river network subsequent to this uplifting probably enhanced superficial erosion, which would explain the dominance of multiconvex landscapes and rejuvenated thin soils in this part of French Guiana (Beaudet and Coque 1994; Boulet et al. 1979). In fact, the original plateaus and their deep weathered ferralsols, which are still dominant in the stable south-eastern part of the territory, are gradually being replaced by a more dissected topography, with thinner soils and more superficial drainage that is shaping northwestern multi-convex landscapes. This long-evolving process may in turn have modified tree population dynamics and the composition equilibrium, especially for *Eperua falcata* which colonizes hillslopes in this northern landscape whereas it preferably occupies downhill and hydromorphic soils in plateau landscapes (Sabatier et al. 1997). Recent molecular phylogeographic analyses of *E. falcata* corroborate a still ongoing colonization dynamic accompanied by genetic differentiation (Audigeos et al. 2013). Thus, the multi-convex landscapes of French Guiana comprise forest with rapid dynamics resulting from a recent environmental imbalance, whereas plateau landscapes, on the contrary, indicate sustained stability which is conducive to slower evolution.

The case of mountainous landscapes (mainly between 300 and 500 m) also illustrates the strong relationship between long-term forest dynamics and geomorphology. Indeed, Guianan mountains show richer forest composition than lower elevations and therefore support the “mid-altitude bulge” effect which has also been detected in other tropical forests (Eisenlohr et al. 2013; Lomolino 2001). This effect is sometimes explained by the optimal soil temperature and intermediate fertility found at mid-altitude (Sanchez et al. 2013), which are assumed to reduce both competition and environmental constraints on vegetation. However, these zones could also have benefited from a “refugia” effect (Haffer 2008) that may explain the generally greater richness of the mountainous forests in both the north and south of the country (Guitet et al. 2014). In fact, a large body of evidence from palynology, sedimentology and anthracology suggests that regional forests were fragmented during Quaternary dry periods, corresponding to the series of ice ages and precession cycles (Duputie et al. 2009; Haffer 2008; van der Hammen and Absy 1994). But the deep, ancient and well-drained ferralsols that cover these high reliefs prove that they did not experience these recent dry phases because long periods of humidity are essential to ferralsols that need deep weathering with slow superficial erosion (Ferry et al. 2003; Sombroek 2000). In any case, this particular geomorphological landscape appears to be an efficient indicator of a specific ecological trajectory that leads to high alpha-diversity.

Systematic geomorphological approach: an efficient tool for conservation planning

Several recent studies conducted on a continental scale have concluded that pre-quaternary tectonic and climate modifications have had major effects on landscape and biodiversity changes in Amazonia (Cheng et al. 2013; Hoorn et al. 2010). Modern forests have been markedly influenced by climate fluctuations, fault reactivations and changes in the dynamics of water flows in several Amazonian localities (Rossetti et al. 2012). Therefore, an expansion of the geomorphological landscape mapping presented here for French Guiana could be useful for modeling beta-diversity patterns across Amazonia.

Several studies have underlined that geodiversity should be taken into consideration when drawing up global-scale biodiversity maps or identifying biodiversity hotspots as guides to conservation strategies (Parks and Mulligan 2010; Sombroek 2000; Thomas 2012). However, the practical application of this idea generally reduces the approach to local DEM variations or focuses on geological variability as the sole geodiversity approach (e.g. Schulman et al. 2007). In fact, geomorphodiversity is rarely evaluated on a large scale in tropical forests. But, thanks to recent remote-sensing products, particularly RADAR and LiDAR, and dedicated software developed for GIS, it is now easier to create objective and accurate geomorphological segmentations at all scales (e.g. Camargo et al. 2012). We therefore suggest that geomorphodiversity should be used more systematically for conservation planning, in addition to conventional environmental factors or multi-spectral remote-sensing images. The approach we describe in this study could be reproduced in other hyper-diverse tropical forests where environmental gradients are fairly smooth (e.g. Brazilian shield, west and central Africa or southern India) but also in more contrasted ecological contexts where geomorphological landscape features could provide richer surrogates of past environmental filters and long-term species migrations than the conventional, unsophisticated descriptors commonly used (i.e. latitude, longitude or age of geological substrate). Moreover, beyond their direct effects on flora, geomorphological features also appear to influence faunal communities as demonstrated by concurrent vertebrate inventories conducted along the same forest transects described in this study (Richard-Hansen et al. submitted). As a consequence, new geomorphological maps

provided by satellite imagery could be very widely used in tropical regions to direct regional planning and forest conservation. Such approaches might more efficiently link geomorphodiversity and biodiversity, and also provide new insights to guide future surveys.

Acknowledgments We wish to thank the French Forest Agency (ONF), the Guianese National Park (PAG), the French Ministry of the Environment's ECOTROP program (Paysages et Biodiversité), and the European Union's PO-FEDER program (HABITATS) for funding this study. We would also like to thank the field workers and technicians who took part in the forest surveys, especially Jean-Pierre Simonnet and Atidong Nano. Special thanks are also due to Vincent Freycon at CIRAD for his advice throughout the project and to Chris Baraloto for English correction. We are also grateful to two anonymous reviewers for their valuable comments.

References

- Albernaz AL, Pressey RL, Costa LRF, Moreira MP, Ramos JF, Assuncao PA, Franciscon CH (2012) Tree species compositional change and conservation implications in the white-water flooded forests of the Brazilian Amazon. *J Biogeogr* 39:869–883
- Anderson M, Braak CT (2003) Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *J Stat Comput Simul* 73:85–113
- Audigeos D, Brousseau L, Traissac S, Scotti-Saintagne C, Scotti I (2013) Molecular divergence in tropical tree populations occupying environmental mosaics. *J Evol Biol* 26:529–544
- Bailey RG (2004) Identifying ecoregion boundaries. *Environ Manag* 34:S14–S26
- Beaudet G, Coque R (1994) Reliefs et modelés des régions tropicales humides: mythes, faits et hypothèses. *Annales de Géographi. Société de géographie* 577:227–254
- Borcard D, Legendre P, Drapeau P (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045–1055
- Boulet R, Brugiére JM, Humbel FX (1979) Relation entre organisation des sols et dynamique de l'eau en Guyane française septentrionale. Conséquences agronomiques d'une évolution déterminée par un déséquilibre d'origine principalement tectonique. *Sci du sol* 1:3–18
- Camargo FF, Almeida CM, Costa G, Feitosa RQ, Oliveira DAB, Heipke C, Ferreira RS (2012) An open source object-based framework to extract landform classes. *Expert Syst Appl* 39:541–554
- Cheng H et al. (2013) Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. *Nat Commun* 4:1411
- Clark DB, Palmer MW, Clark DA (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80:2662–2675
- Couteron P, Ollier S (2005) A generalized, variogram-based framework for multi-scale ordination. *Ecology* 86:828–834
- Couteron P, Péliissier R, Mapaga D, Molino JF, Teillier L (2003) Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *For Ecol Manag* 172:89–108
- Da Silva JMC, Rylands AB, Da Fonseca GAB (2005) The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conserv Biol* 19:689–694
- Delor C et al. (2003) Transamazonian crustal growth and reworking as revealed by the 1:500,00-scale geological map of French Guiana, 2nd edn *Géologie de la France* 2-3-4:5-57
- Dray S, Dufour A-B (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw* 22:1–20
- Dray S et al. (2012) Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecol Monogr* 82:257–275
- Duputie A, Deletre M, de Granville JJ, McKey D (2009) Population genetics of *Manihot esculenta* ssp. *flabellifolia* gives insight into past distribution of xeric vegetation in a postulated forest refugium area in northern Amazonia. *Mol Ecol* 18:2897–2907
- Eisenlohr PV et al. (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodivers Conserv* 22:2767–2783
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudik M, Chee YE, Yates CJ (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Divers Distrib* 17:43–57
- Emilio T, Nelson BW, Schietti J, Desmoulière SJM, Santo H, Costa FRC (2010) Assessing the relationship between forest types and canopy tree beta diversity in Amazonia. *Ecography* 33:738–747
- Farr TG et al. (2007) The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics* 45, Rg2004

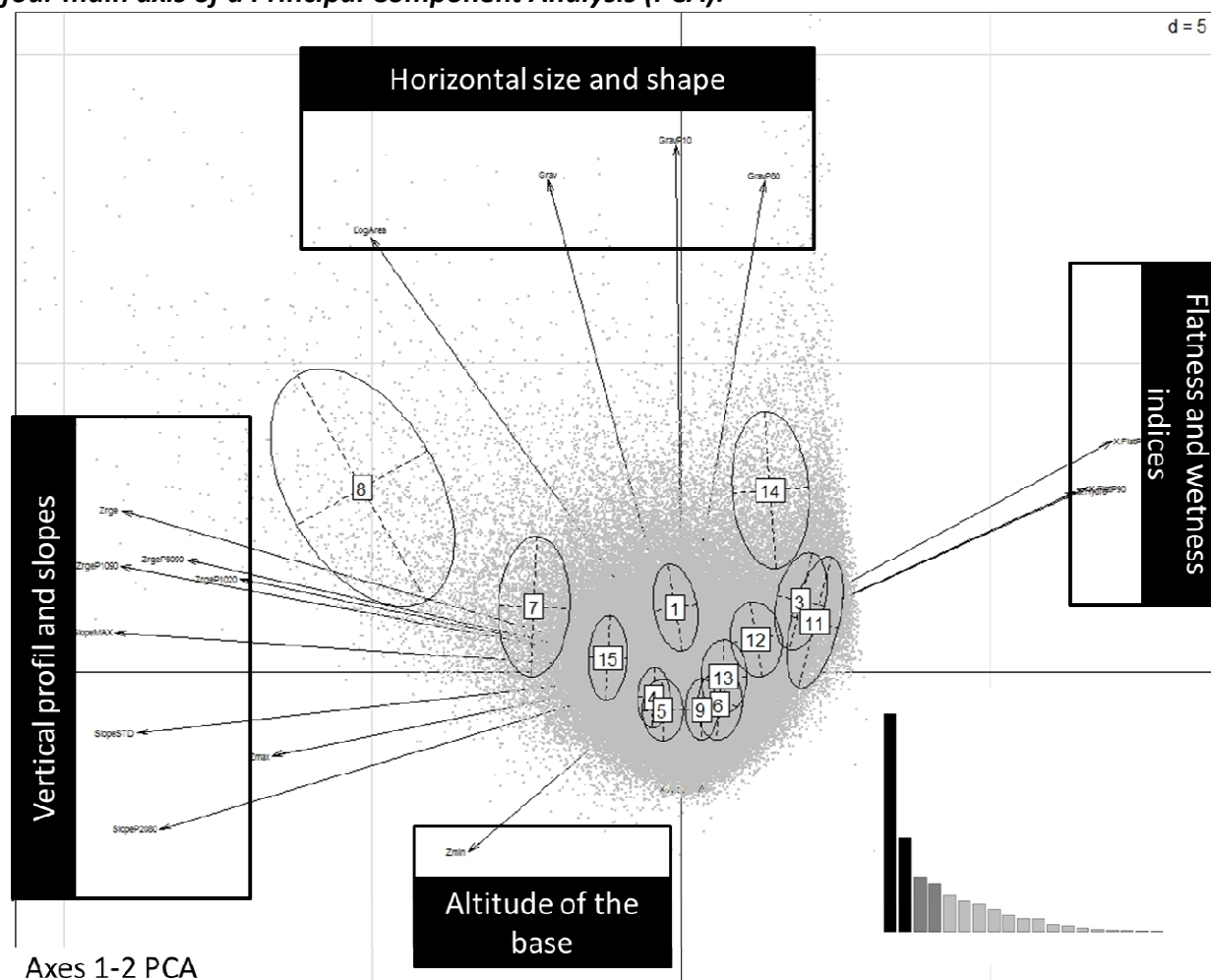
- Development Core Team R (2009) R: a language and environment for statistical computing. Austria, Vienna
- Fayolle A et al. (2012) Geological substrates shape tree species and trait distributions in african moist forests. *PLoS One* 7:e42381
- Ferry B, Freycon V, Paget D (2003) Genesis and water regime of soils on a crystalline base in French Guiana. *Rev For Fr* 55:37–59
- Figueiredo FOG, Costa FRC, Nelson BW, Pimentel TP (2014) Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. *J Veg Sci* 25:198–212
- Filleron JC, Le Fol J, Freycon V (2004) Diversité et originalité des modelés forestiers guyanais. *Rev For Fr* LV:19–36
- Gimaret Carpentier C, Chessel D, Pascal JP (1998) Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecol* 138:97–112
- Gond V et al. (2011) Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *Int J Appl Earth Obs Geoinf* 13:357–367
- Gray M (2004) Geodiversity. Valuing and conserving abiotic nature. Wiley, Chichester
- Guitet S, Cornu JF, Brunaux O, Betbeder J, Carozza JM, Richard-Hansen C (2013) Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *J Maps* 9:325–335
- Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, Molino JF, Baraloto C (2014) Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: a method to integrate taxonomic uncertainty. *For Ecol Manag* 328:270–281
- Haffer J (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia. *Braz J Biol* 68:917–947
- Hammond DS (2005) Guianan forest dynamics: geomorphographic control and tropical forest change across diverging landscapes. *Tropical forests of the Guiana shield: ancient forests in a modern world*. CABI Publishing, Wallingford UK, pp 343–379
- Higgins MA et al. (2011) Geological control of floristic composition in Amazonian forests. *J Biogeogr* 38:2136–2149
- Hoorn C et al. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330:927–931
- Huffman GJ et al. (2007) The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): quasi-global, multi-year, combined-sensor precipitation estimates at fine scales. *J Hydrometeorol* 8:38–55
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology: second, english edn. Elsevier, New York
- Leibold MA et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol Lett* 7:601–613
- Lomolino MV (2001) Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Glob Ecol Biogeogr* 10:3–13
- Lopez-Orsorio F, Miranda-Esquivel DR (2010) A Phylogenetic Approach to Conserving Amazonian Biodiversity (Un Enfoque Filogenético para Conservar la Biodiversidad Amazónica). *Conserv Biol* 24:1359–1366
- Malcolm JR, Liu CR, Neilson RP, Hansen L, Hannah L (2006) Global warming and extinctions of endemic species from biodiversity hotspots. *Conserv Biol* 20:538–548
- McIntire EJ, Fajardo A (2009) Beyond description: the active and effective way to infer processes from spatial patterns. *Ecol* 90:46–56
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests M (2007) The vegan package Community ecology package. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Paget D (1999) Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais. Nancy, ENGREF, p 155
- Palvadeau E (1998) Géodynamique quaternaire de la Guyane française. Université de Brest, PhD, p 232
- Parks KE, Mulligan M (2010) On the relationship between a resource based measure of geodiversity and broad scale biodiversity patterns. *Biodivers Conserv* 19:2751–2766
- Pavoine S, Bonsall MB (2010) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biol Rev* 86:792–812
- Pelissier R, Couteron P (2007) An operational, additive framework for species diversity partitioning and beta-diversity analysis. *J Ecol* 95:294–300
- Pelissier R, Couteron P, Dray S, Sabatier D (2003) Consistency between ordination techniques and diversity measurements: two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84:242–251
- Phillips OL et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *J Ecol* 91:757–775
- Quesada C, Lloyd J, Anderson L, Fyllas N, Schwarz M, Czimczik C (2009) Soils of Amazonia with particular reference to the RAINFOR sites. *Biogeosci Discuss* 6:3851–3921
- Quesada C et al. (2010) Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences* 7:1515–1541

- Rejou-Mechain M, Pelissier R, Gourlet-Fleury S, Couteron P, Nasi R, Thompson JD (2008) Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *J Trop Ecol* 24:663–674
- Renno CD, Nobre AD, Cuartas LA, Soares JV, Hodnett MG, Tomasella J, Waterloo MJ (2008) HAND, a new terrain descriptor using SRTM–DEM: mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sens Environ* 112:3469–3481
- Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CY, Cracraft J (2012) A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc R Soc B-Biol Sci* 279:681–689
- Rosindell J, Hubbell SP, Etienne RS (2011) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends Ecol Evol* 26:340–348
- Rossetti D, Bertani T, Zani H, Cremon E, Hayakawa E (2012) Late quaternary sedimentary dynamics in Western Amazonia: implications for the origin of open vegetation/forest contrasts. *Geomorphology* 177:74–92
- Sabatier D, Prévost MF (1990) Quelques données sur la composition floristique et la diversité des peuplements forestiers. *Bois For Trop* 219:31–55
- Sabatier D, Grimaldi M, Prevost MF, Guillaume J, Godron M, Dosso M, Curmi P (1997) The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecol* 131:81–108
- Sanchez M, Pedroni F, Eisenlohr PV, Oliveira AT (2013) Changes in tree community composition and structure of Atlantic rain forest on a slope of the Serra do Mar range, southeastern Brazil, from near sea level to 1000 m of altitude. *Flora* 208:184–196
- Santucci VL (2005) Historical perspectives on biodiversity and geodiversity. *Geodiversity Geoconservation* 22:29–34
- Schulman L et al. (2007) Amazonian biodiversity and protected areas: do they meet? *Biodivers Conserv* 16:3011–3051
- Silva JMCd, Oren DC (1996) Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol J Linn Soc* 59:427–437
- Sollins P (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: does soil matter? *Ecology* 79:23–30
- Sombroek W (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30:81–100
- Stehli FG, Webb SD (2002) A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersals, and sea level changes. In: Chazdon RL, Whitmore TC (eds) *Foundations of tropical forest biology*. The Association for Tropical Biology, Chicago, pp 150–162
- Stropp J, ter Steege H, Malhi Y (2009) Disentangling regional and local tree diversity in the Amazon. *Ecography* 32:46–54
- ter Steege H (1998) The use of forest inventory data for a National Protected Area Strategy in Guyana. *Biodivers Conserv* 7:1457–1483
- ter Steege H et al. (2003) A spatial model of tree alpha-diversity and tree density for the Amazon. *Biodivers Conserv* 12:2255–2277
- ter Steege H et al. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443:444–447
- The Legume Phylogeny Working Group (2013) Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62:217–248
- Thomas MF (2011) Sources of geomorphological diversity in the tropics. *Revista Brasileira De Geomorfologia* 12:47–60
- Thomas MF (2012) Geodiversity and landscape sensitivity: A geomorphological perspective. *Scott Geogr J* 128:195–210
- Tricart J (1965) Principes et Méthodes de la Géomorphologie. *Soil Sci* 100:300
- van der Hammen T, Absy ML (1994) Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 109:247–261
- Warne AG et al. (2002) Regional controls on geomorphology, hydrology, and ecosystem integrity in the Orinoco Delta, Venezuela. *Geomorphology* 44:273–307

Supplementary information:

- Figure SI1: Classification of the landforms resulting from a k-means clustering based on the four main axis of a Principal Component Analysis (PCA).
- Figure SI2: Classification of the 82 regions in landscape types resulted from a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) based on the four main axis of a Principal Component Analysis (PCA) using 14 geomorphological descriptors related to distribution of the different types of landforms (frequency of the different landform types, contagion value, Shannon diversity).
- Table SI3: List of the families whose abundances are significantly influenced ($p < 0.005$) per geomorphological landscapes according to our nested additive model.
- Table SI4: List of the taxa whose abundances are significantly influenced ($p < 0.005$) per geomorphological landscapes according to our nested additive model.
- Table SI5: List of the taxa and family with abundance and frequency

Figure SI1: Classification of the landforms resulting from a k-means clustering based on the four main axis of a Principal Component Analysis (PCA).



Coordinates of the 224 000 landforms units (in grey), clustered by landform types (ellipses), on the 2 axes of the Principal Component Analysis (PCA) based on 17 geomorphometrical descriptors derived from SRTM (30 meters). The histogram of eigenvalues is embedded on the bottom right. The projections of the descriptors are superposed on the same graph (arrows) and can be interpreted in four groups of variables (black rectangles) :

- *parameters characterizing the vertical profil and amplitude of the landform: mean slope on hillside (SlopeP2080), maximum slope (SlopeMax), standard deviation of slope (SlopeSTD), maximum elevation (Zmax), total elevation range (Zrge), amplitude of the basement (Zrge1020), elevation range without extrem (Zrge1090), amplitude of the top (Zrge8090) ;*
- *parameters characterizing the horizontal size and shape of the landform : extent (LogArea), complexity (Grav), complexity of the top (GravP80), complexity of the basement (GravP10) ;*
- *parameters characterizing the flatness and wetness of the landforms : percentage of area with slope less than 5% (%Flat), percentage of the summit area with slope less than 5% (%FlatP90), percentage of wetness (hydro) ;*
- *the position of the landform in altitude (Zmin).*

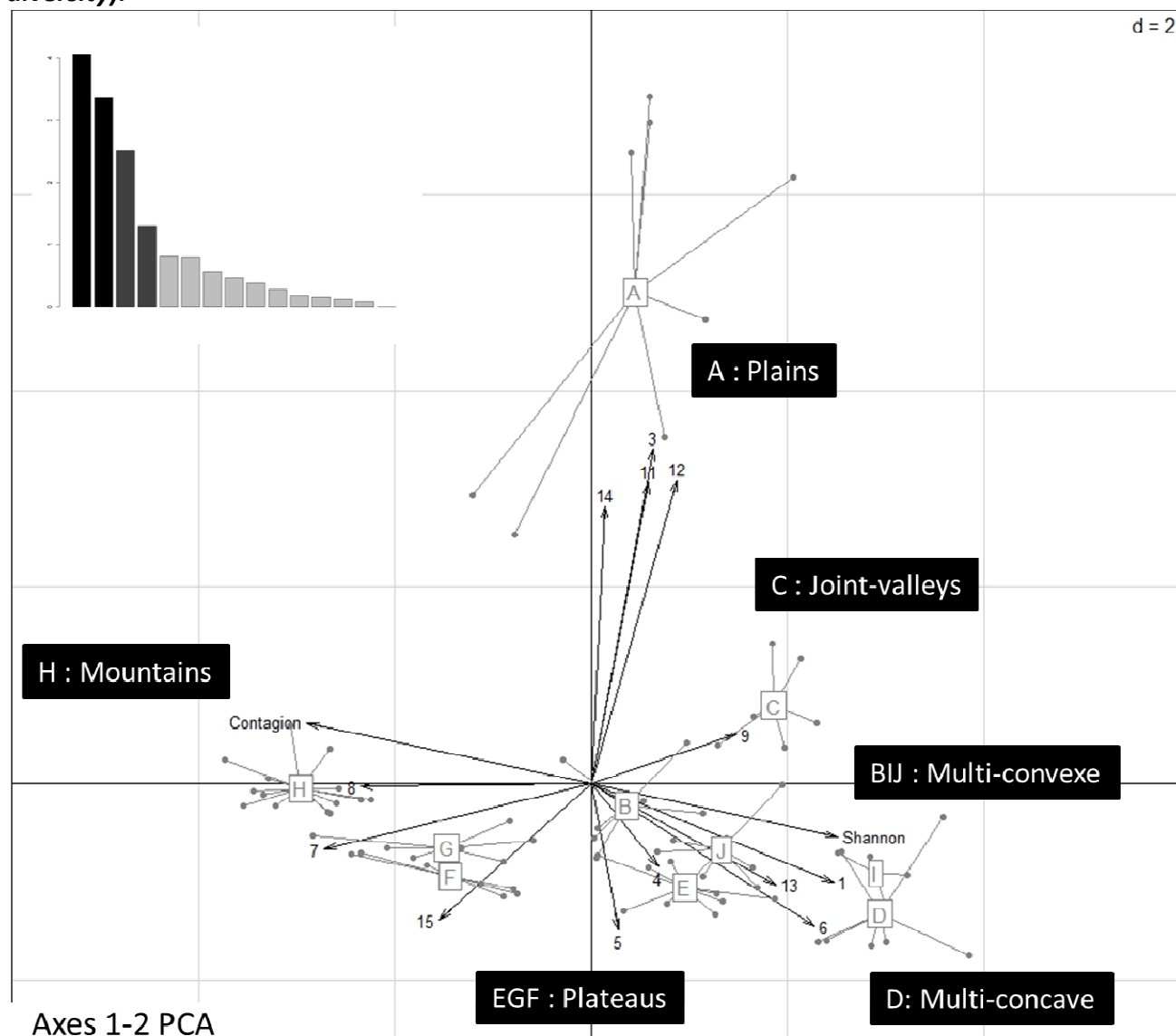
The first axis opposes flat and wet landforms (3,11,14,12) to high, elevated and slopy landforms (8,7,15). Moderate landforms are in intermediate position (4,5,1,9,6,13). The second axis opposed the landforms with large and complex shape (8,7,14,1) to smallest landforms with simple horizontal shape (4,5,9,6,13) which are also mainly situated on low altitudes. Axes 3 and 4 are not shown but also contribute to the classification.

This analysis leads to interpret the landforms as below :

type	Number of landforms	Name
1	23 819	large-size flattened relief
3	5 777	small-size and flat wetland (very similar to 11)
4	33 223	small-size rounded hill
5	35 330	small-size flattened hill
6	18 587	lowered half-orange
7	6 458	large-size and high hill
8	1 101	very large and high hill to mountain
9	36 195	half-orange (typical)
11	2 946	small-size and flat wetland (very similar to 3)
12	14 078	wet hillock (low base-level)
13	18 673	wet hillock (high base-level)
14	4 424	large-size flattened and wet relief
15	23 705	large-size and rounded hill

NB: Types 2 and 10 included less than 20 landform units and have been gathered respectively with type 5 and type 14.

Figure SI2: Classification of the 82 regions in landscape types resulted from a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) based on the four main axis of a Principal Component Analysis (PCA) using 14 geomorphological descriptors related to distribution of the different types of landforms (frequency of the different landform types, contagion value, Shannon diversity).



The figure shows the coordinates of the 82 regions on the 2 main axes. The projections of the explaining variables (arrows) are superposed on the same figure. The histogram of eigenvalues is embedded on the up-left. The regions are linked in landscape clusters (grey lines and letters in boxes). The 10 landscapes types can be gathered in five main categories (black rectangles) regarding their hierarchical relations in the HCA. Landscapes are logically ordered on the layout : Plains [A] are dominated by flat and wet landforms (3,11,12,14) ; Joint-valleys [C] are characterized by typical half-orange landforms (9) ; multi-convex [B,I,J] and multi-concave [D] landscapes are characterized by a high diversity of landforms (Shannon index) and distinguished by the frequency of lower landforms (types 6 and 13) in the multi-concave reliefs ; the plateaus [E,F,G] are characterized by the association of flattened but elevated landforms (types 5 and 15) ; the mountains are marked by the dominance of highest landforms (types 7 and 8).

Families	Relative abundance	p value <	Geomorphological landscape types and categories									
			PVL		MCX			PLA			M	MCV
			A	C	B	J	I	E	F	G	H	D
Lecythidaceae	14,3%	0.001	+	+	++	+	+	--	-		--	--
Leguminosae.Papilion_	4,0%	0.001	--	-	++	++	+	-			-	-
Leguminosae.Caesalp_	13,2%	0.001	+		++	++	+	+	++	+	-	-
Burseraceae	8,3%	0.001	--	+	--	-	-	++		+	+	+++
Leguminosae.Mimos_	6,5%	0.001			--			-		+	++	+
Vochysiaceae	1,9%	0.001	--	--	--	--		--		--		++
Simaroubaceae	0,2%	0.003			-	+	-	--			--	++
Urticaceae	2,6%	0.005		+	--						+	+
Nyctaginaceae	0,7%	0.002			-		-	-			++	-
Lauraceae	2,4%	0.003			-						++	-
Myristicaceae	3,1%	0.001	-	-	--	-	-	--	+++	-	-	+
Moraceae	1,3%	0.001	--	--	--	--	--	--	++	--	--	--
Ebenaceae	0,4%	0.001	-			-	-	++		++	-	-
Caryocaraceae	0,3%	0.001						++				--
Arecaceae	2,3%	0.001		-	--	--	++	+		-	--	-
Annonaceae	0,8%	0.002	--	--	--	++	--	--		--	--	--
Melastomataceae	0,9%	0.001			++		--	--				
Clusiaceae	1,6%	0.001	++	--		--	+	--	-	--	--	-
Goupiaceae	0,7%	0.001	++	-	-					-	-	-

Table SI3: List of the families whose abundances are significantly influenced ($p < 0.005$) per geomorphological landscapes according to our nested additive model. Post-hoc tests based on ranks (Tukey HSD) indicate the significant differences between landscape types (“++” is significantly different from “-” and “- -”, “- -” is significantly different from “+”). Landscape types are clustered by categories and consistent within-categories tendencies are indicated in grey for the main families (PVL = plains and valleys, MCX = multi-convex reliefs, PLA = plateaus, M = mountains, MCV = multi-concave reliefs).

Hereafter - Table SI4: List of the taxa whose abundances are significantly influenced ($p < 0.005$) per geomorphological landscapes according to our nested additive model. Post-hoc tests based on ranks (Tukey HSD) indicate the significant differences between landscape types (“+++” is significantly different from “+”, “-”, “- -” and “- - -”; “++” is significantly different from “-”, “- -” and “- - -”; “- -” is significantly different from “+”; “- - -” is significantly different from “-”). Landscape types are clustered by categories and consistent within-categories tendencies are indicated in grey for the main taxa (PVL = plains and valleys, MCX = multi-convex reliefs, PLA = plateaus, M = mountains, MCV = multi-concave reliefs).

Main vernacular name	Empirical corresponding taxa	Families	Relative abundance	p value <	PVL		MCX				PLA			MCV	M
					A	C	B	J	I		E	F	G		
singabasu	<i>Cupania spp.</i>	Sapindaceae	0,10%	0.001	++						-				-
aneisi udu, bois rouge	<i>Humiria balsamifera Aubl.</i>	Humiriaceae	0,05%	0.001	++	-		-	-		-			-	-
mantapuhupa	<i>Gustavia spp.</i>	Lecythidaceae	0,10%	0.001	++	-	-	-	-		-	-	-	-	-
aie weko	<i>Dimorphandra ignea Ducke</i>	Leguminosae-Caesalp.	0,14%	0.001	++		-				-				-
swartzia sables blancs	<i>Swartzia bannia Sandwith</i>	Leguminosae-Papilion.	0,03%	0.001	++						-				-
watampana sables blancs	<i>Macarobium guianense (Aubl.)Pulle</i>	Leguminosae-Caesalp.	0,15%	0.001	++	-	-	-	-		-	-	-	-	-
balata franc	<i>Manilkara spp.</i>	Sapotaceae	0,81%	0.001	++										-
bisangola	<i>Maprounea guianensis Aubl.</i>	Euphorbiaceae	0,01%	0.001	++						-				-
cacao rivière	<i>Pachira spp.</i>	Malvaceae	0,10%	0.001	++						-				-
tobitutu	<i>Schefflera decaphylla (Sagot ex Seem.)Harms</i>	Araliaceae	0,09%	0.001	++	-	-	-	-		-	-	-	-	-
busi tatu	<i>Talisia spp.</i>	Sapindaceae	0,28%	0.001	++						-			-	-
manil marécage	<i>Symphonia spp.</i>	Clusiaceae	0,78%	0.004	++	-	-	-	+		--	--		--	-
goupi	<i>Goupia glabra Aubl.</i>	Goupiaceae	0,66%	0.002	++	-	-				+	-		--	--
weti koko	<i>Euphobiaceae indet.</i>	Euphorbiaceae	0,34%	0.002		++	-				--			+	
fochi	<i>Coussapoa spp.</i>	Urticaceae	0,29%	0.003		++	-								
parcouri	<i>Platonia insignis Mart.</i>	Clusiaceae	0,04%	0.001	+	-	++	-	-		--	-	-	-	--
maho blanc et rouge	<i>Lecythis spp.</i>	Lecythidaceae	6,04%	0.001	-	+	++	-	-		-	-	-	--	-
hevea	<i>Hevea guianensis Aubl.</i>	Euphorbiaceae	0,11%	0.001		-	++	-	-		-	-	-	-	-
akoinsiba	<i>Sapotaceae ind.</i>	Sapotaceae	2,35%	0.001	-	-	++	-	-		-	-	-	-	-
bugu bugu	<i>Swartzia polyphylla DC.</i>	Leguminosae-Papilion.	0,47%	0.002	-	-	++	-	+		-	-	+	--	--
amarante	<i>Peltogyne spp.</i>	Leguminosae-Caesalp.	0,29%	0.001	-	-	++	-	-		-	-	-	-	-
monopteryx	<i>Monopteryx inpaie W.A.Rodrigues</i>	Leguminosae-Papilion.	0,16%	0.004			++						-		
topi	<i>Mouriri spp.</i>	Melastomataceae	0,42%	0.004			++		-						
aganananga	<i>Catostemma spp.</i>	Malvaceae	0,30%	0.001	++	-	++	++	-		-	-		-	
maho noir	<i>Eschweilera spp.</i>	Lecythidaceae	6,45%	0.001	++	++	++	++	+		--	+		--	-
wapa	<i>Eperua falcata Aubl.</i>	Leguminosae-Caesalp.	4,69%	0.001		+	++	+			-	-		--	--
koko	<i>Licania spp.</i>	Chrysobalanaceae	10,13%	0.001			++	++	++		+			--	-

Main vernacular name	Empirical corresponding taxa	Families	Relative abundance	p value <	PVL		MCX				PLA			MCV	M
					A	C	B	J	I	E	F	G	D		
amourette	<i>Brosimum guianense (Aubl.)Huber</i>	Moraceae	0,26%	0.004				++	++	-			-	-	-
agui	<i>Ormosia spp.</i>	Leguminosae-Papilion.	0,31%	0.001		-		++		-	-			-	-
lebi mapa	<i>Parahancornia fasciculata (Lam.)Benoist</i>	Apocynaceae	0,05%	0.001	+	--	--	++		--	-	-	--	--	--
pepe, busi atuku	<i>Annonaceae ind.</i>	Annonaceae	0,15%	0.003	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	-
manil montagne	<i>Moronobea coccinea Aubl.</i>	Clusiaceae	0,19%	0.003	+				++	--	-	-	-	-	-
busi kanambuli	<i>Simaba spp.</i>	Simaroubaceae	0,05%	0.001	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-
moutouchi montagne	<i>Paramachaerium ormosioides (Ducke)Ducke</i>	Leguminosae-Papilion.	0,21%	0.001	-		-	++	++	-	-	-	-	-	-
boco	<i>Bocoa prouacensis Aubl.</i>	Leguminosae-Papilion.	1,01%	0.002			+		+	+			--	--	--
patawa	<i>Oenocarpus bataua Mart.</i>	Arecaceae	1,55%	0.001	-	-	--	-	++	+	-	-	--	--	--
wakapu	<i>Vouacapoua americana Aubl.</i>	Leguminosae-Caesalp.	1,22%	0.001	--	-	-		++	+	-	-	--	--	--
toulouri	<i>Manicaria saccifera Gaertn.</i>	Arecaceae	0,12%	0.004	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-
moni	<i>Protium spp.</i>	Burseraceae	6,33%	0.001	--	-	--	--	--	++			+	-	-
grignon	<i>Sextonia rubra (Mez)van der Werff</i>	Lauraceae	0,32%	0.001	++		-	+		++				-	-
chawary	<i>Caryocar glabrum (Aubl.)Pers.</i>	Caryocaraceae	0,34%	0.003						++				-	
bita tiki	<i>Diospyros spp.</i>	Ebenaceae	0,41%	0.001	-			-	-	++	++		-	-	-
niamboka	<i>Pouteria spp.</i>	Sapotaceae	4,08%	0.001						+	+		--	+	+
moutouchi maréage	<i>Pterocarpus officinalis Jacq.</i>	Leguminosae-Papilion.	0,16%	0.001	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
bois diable	<i>Lueheopsis rugosa (Pulle)Burret</i>	Malvaceae	0,10%	0.002		-			-	-	++			-	-
gaan counana	<i>Astrocaryum rodrigesii</i>	Arecaceae	0,01%	0.002	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-
aruma pisi	<i>Osteophloeum platyspermum (Spruce ex A.DC.)Warb.</i>	Myristicaceae	0,17%	0.001	-	-	-	-	-	-		++	-	-	-
angélique	<i>Dicorynia guianensis Amshoff</i>	Leguminosae-Caesalp.	3,72%	0.001	-	-	-	+	+	+	++	+++	--	---	---
acacia franc	<i>Enterolobium spp.</i>	Leguminosae-Mimos.	0,05%	0.001		-			++		-	++		-	-
baaka palioudou	<i>Aspidosperma oblongum A.DC.</i>	Apocynaceae	0,02%	0.004	-		-			-		++		-	-
lebi paya	<i>Brosimum rubescens Taub.</i>	Moraceae	0,20%	0.001	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
dokali	<i>Brosimum parinarioides Ducke</i>	Moraceae	0,12%	0.001			--	-		+		++	-		
kabanafo	<i>Abarema curvicarpa (H.S.Irwin)Barneby & J.W.Grimes</i>	Leguminosae-Mimos.	0,05%	0.002	--	-	--	+	-	--		++	+	-	-
carapa	<i>Carapa spp.</i>	Meliaceae	1,07%	0.001	+	+	--	-	+	-	-	+++	++	++	-

Main vernacular name	Empirical corresponding taxa	Families	Relative abundance	p value <	PVL A C	MCX B J I E F G	PLA F G	MCV D	M H
tosopasa	Iryanthera spp.	Myristicaceae	1,74%	0.001	- -	- -	-- ++	+ +	--
comou	Oenocarpus bacaba Mart.	Arecaceae	0,36%	0.001	-- --	-- --	++ ++	+ +	--
sali	Tetragastris spp.	Burseraceae	1,91%	0.001	-- --	- -	-- ++	+ +	-
funguti koko	Parinari spp.	Chrysobalanaceae	0,27%	0.001	- -	- -	- -	++ ++	-
panakoko	Swartzia panacoco (Aubl.) R.S.Cowan	Leguminosae-Papilion.	0,14%	0.002	- -	- -	- -	++ ++	-
gedu	Tachigali spp.	Leguminosae-Caesalp.	0,33%	0.003	- -	- -		++ ++	
lebi moni	Thyrsodium spp.	Anacardiaceae	0,26%	0.002	- -	- -	- -	++ ++	-
mutunde kwali	Vochysia guianensis Aubl.	Vochysiaceae	0,09%	0.001	- -	- -	- -	++ ++	-
tamalin	Abarema spp.	Leguminosae-Mimos.	0,31%	0.005			- -	++ ++	-
baaka mapa	Couma guianensis Aubl.	Apocynaceae	0,29%	0.003	- -	- -	- -	++ ++	-
cœur dehors	Diploptropis purpurea (Rich.) Amshoff	Leguminosae-Papilion.	0,11%	0.003	- -	- -	- -	++ ++	-
asao	Balizia pedicularis (DC.) Barneby & J.W.Grimes	Leguminosae-Mimos.	0,22%	0.001	- -	- -	- -	++ ++	-
malobi	Ecclinusa spp.	Sapotaceae	0,91%	0.001	- -	- -	- -	++ ++	-
jaboty	Erisma spp.	Vochysiaceae	0,27%	0.001	- -	- -	- -	++ ++	-
adugue	Swartzia spp.	Leguminosae-Papilion.	0,45%	0.001	--			+ +	+
kobe	Sterculia spp.	Malvaceae	1,07%	0.001	+ -			- -	++ ++
niamisi udu	Neea spp.	Nyctaginaceae	0,67%	0.001		- -	- -	- -	++ ++
cèdres	Lauraceae ind.	Lauraceae	1,90%	0.001	- -	- -		- -	++ ++
yayamadou kwatae	Virola kwatae Sabatier	Myristicaceae	0,25%	0.001	- -	- -	- -	- -	++ ++
yayamadou montagne	Virola michelii Heckel	Myristicaceae	0,74%	0.001	- -				++ ++
weko	Inga spp.	Leguminosae-Mimos.	4,68%	0.001	- -	- -	- -		++ ++
kankan udu	Apeiba spp.	Malvaceae	0,39%	0.003	- -	- -	- -	- -	++ ++
samaati	Chimarrhis spp.	Rubiaceae	0,51%	0.001		- -		- -	++ ++
atsientefi koko	Hirtella racemosa Lam.	Chrysobalanaceae	0,02%	0.003					
anangosi	Combretaceae ind.	Combretaceae	0,31%	0.003					
unknown	Indet.	Indet.	0,65%	0.002					

Annexes

Annexe D : Chapitre III-2

Guitet S, Freycon V, Brunaux O, Pelissier R, Sabatier D, Couteron P (in prep).
Geomorphic control on rainforest floristic composition: more than a soil filtering
effect ? Article en cours de soumission à *Journal of Tropical Ecology*

Geomorphic control on rainforest floristic composition in French Guiana: more than a soil filtering effect?

Stéphane Guitet^{12*}, Vincent Freycon³, Olivier Brunaux², Raphaël Pélissier¹, Daniel Sabatier¹, Pierre Couteron¹

1 IRD, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier cedex 5, France

2 ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP7002, 97307 Cayenne cedex, Guyane Française

3 CIRAD, UR BSEF,

* Corresponding author: stephane.guitet@cirad.fr

Abstract

Influence of geomorphological features on rainforest diversity has been reported in different Amazonian regions. Soil filtering is an important process supposed to underlie this geomorphic control but others hypotheses relative to biogeography or divergence in forest dynamic are also possible.

A large dataset of 3,132 0.2-ha plots and 421 soil cores combined with recent geomorphological map were used to test relationships between geomorphology, soil properties and forest composition in French Guiana rainforest.

Soil properties were characterized by field descriptions that indicated drainage capacity and by laboratory analyses that allowed classifying soil regarding World Reference Base (WRB).

Influence of soils and geomorphology on beta-diversity was tested using variance partitioning and anova-like tests.

The results corroborated the hypothesis of a strong relationship between geomorphological landscapes and soils properties. Soil filtering effect significantly influenced more than 40 species or groups of species. However the geomorphic control on forest composition integrate much

more than soil effects that only explained a minor part of the broad-scale patterns of forest diversity related to geomorphological landscapes.

These results reinforce the alternative interpretation that links geomorphological landscapes to historical limited dispersion processes on the long-time.

Key-words: Edaphic filter, Floristic composition, Tropical forest, Geomorphology, Beta-diversity

1. Introduction

Understanding floristic patterns and explaining processes that control species distribution is an important issue for both scientific and practical objectives, particularly in tropical forest. This information is necessary for conservation and management of such complex ecosystem subject to rapid anthropogenic development. But it is also an important scientific step in order to develop realistic models of forest communities, essential to predict regional evolution scenarios under global changes.

Among the different mechanisms supposed to explain rainforest diversity, soil filtering is an important process often highlighted. In Amazonia, the influence of soil properties on vegetation is frequently addressed at local scale through studies that focus on extreme soil conditions, such as white-sands or varzea (Fine et al. 2010; Fortunel et al. 2014; Wittmann et al. 2013). More subtle influences due to moderate variations in soil drainage or chemical composition have also been demonstrated on terra firme forests (Haugaasen and Peres 2006; Pelissier et al. 2002; Sabatier et al. 1997; ter Steege et al. 1993; Vleminckx et al. 2015).

However, the relative importance of soil filtering on the overall rainforest diversity is very difficult to estimate due to scarcity of large-scale data on soil properties (Higgins et al. 2011; Phillips et al. 2003; Sollins 1998). Some studies highlighted a major effect of environment (and particularly soils) on forest composition (Tuomisto et al. 2003) but focused on few plant groups. In fact, the soil filtering effect is rarely directly tested at large scale, primarily because accurate soil maps are generally limited in area and soil samplings are sparse. It is usually approximated

from old imprecise legacy maps, coarse soil maps (e.g. (Rejou-Mechain et al. 2011) or through indirect co-variables as geologic substrate (e.g. (Fayolle et al. 2012) and topographic position (e.g. (Couteron et al. 2003). Geomorphology is also put forward as an efficient proxy for soil prediction (Sombroek 2000) because it integrates the effects of geology, climate and erosion together on soil development. Influence of geomorphological features on rainforest diversity has recently been reported in different Amazonian regions (Figueiredo et al. 2014; Higgins et al. 2011; Phillips et al. 2003) and related to variation in soil properties or in chemical composition of parental material. However, geomorphological features can also be supposed to reflect the history and dynamics of the ecosystems, and the varying sensitivity of regions to surface processes and global changes (Thomas 2012). Then the influence of geomorphology on rainforest composition could be mainly related to limited dispersion of species impacted by recent quaternary history and divergence in forest dynamics (Hammond 2005) or more ancient biogeographical effects.

In a previous paper, we demonstrated the significant influence of geomorphology on floristic patterns at the regional and landscape scales in French Guiana (Guitet et al. 2015) but we didn't assess the specific impact of soil filtering in the general influence of geomorphology.

In this paper, we used a large dataset of 3,132 0.2-ha plots and a precise geomorphological map combined to 421 soil cores spread over the geomorphological types to test relationships between geomorphological features, soil properties and forest composition and to disentangle current soil filtering effect and historical processes concurring to the influence of geomorphology on French Guiana rainforest composition.

2. Material & Methods

2.1. Study area

French Guiana occupies 85 000 km² in the eastern part of the Guiana Shield, north of Brazil. The climate is equatorial with a short dry season (< 3 months) and rainfall ranging from 4000 to 2000 mm.yr⁻¹. Regional topography is usually described as a smooth plateau inclined from south

to north with a mean altitude of about 140 m above sea level with few isolated mountains that rarely exceed 800 m. It is developed on an old Precambrian plutonic and volcanic basement (2.2-1.9 Gyr) with a northern coastal belt of sedimentary rocks (Quaternary deposits in the coastal lowlands, rare Precambrian sandstones, conglomerates and quartzite formations). Intact and managed rainforests cover more than 90% of the territory. Legacy soil maps are available only for some restricted coastal areas, covering less than 10 000 km². For the rest of the territory the only available soil map is based on expert inference from old geological maps, i.e. without precise field data (e.g. ferrallitic soils on granites, schists or volcanic substrate - (Barret et al. 2001)).

2.2 Floristic data

The data we used to characterize the floristic composition came from forest inventories conducted by ONF (French Forest National Agency) between 2006 and 2013. These data have been presented and analyzed in a previous paper (Guitet et al. 2015) that highlighted the influence of geomorphological landscapes on floristic patterns. Here we used a sub-sample of the forest plots for which we also have soil field data, in order to analyze relationship between soil, geomorphology and forest diversity. All palm-trees and trees with stem diameter at breast height (DBH, i.e. at 1.3 m from the ground or above the buttresses if any) greater than 20 cm were inventoried on 3,132 0.2-ha plots (20 m x 100 m) in 111 2.5 to 3 km-long transects spread over 33 different sites over French Guiana (Figure 1). Taxonomic consistency of these forest inventory data has been crossed-checked based on botanical data and double-blind determinations (Guitet et al. 2014). They provided correct estimates of Gini-Simpson beta-diversity at both local and regional scales.

2.3 Soil dataset

Three types of soil data were collected over the region (Figure 1):

- 25 soil pits (1.5 m to 2 m in depth) located at representative points with respect to dominant geology, climate and topography, and providing local reference soil characterizations;
- 421 soil cores (to a depth of 1.2 m) used to identify the soil types along the 111 transects;
- Ground ecological indicators, systematically documented in the 3,132 plots and used to identify locally extreme soil conditions, such as swamps (see below).

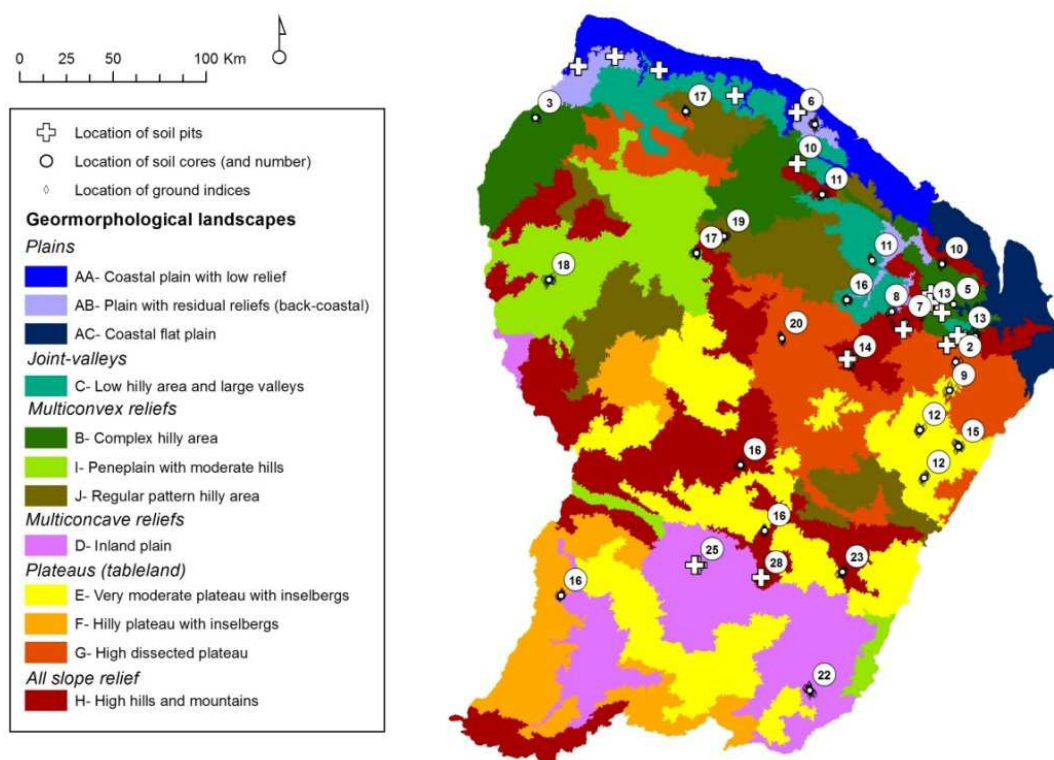


Figure 1: Map of geomorphological units with locations of the study sites where floristic composition was plotted and where soil samplings were collected with hand-auger. Number of samples is indicated in the circle. Sites where pits were dug are indicated by a '+' mark. Colors correspond to the geomorphological units.

2.3.1. Ground ecological indicators

The 3,132 plots (20m x 100m) were georeferenced using GPS (Garmin 76CSx). On each plot we recorded the presence of ecological indicators that surely indicated waterlogged soils (Gleysol and Histosol) by the presence of typical species (e.g. *Euterpe oleracea*, *Rapatea paludosa*, ...Couteron et al. 2003), pneumatophores (i.e. respiratory roots) and peat; or very shallow soils

(Leptosol, Petric/Petroplinthic Plinthosol) indicated by granitic outcrops or superficial duricrust covered by typical low canopy forest (<15m) with very abundant lianas (Paget 1999). This survey yielded 188 plots situated on waterlogged soils and supposed to be entirely covered by Gleysol or Histosol, 39 plots mainly situated on shallow soils and supposed to be covered by Leptosol or Petric/Petroplinthic Plinthosol, and 2905 plots on deep, well-drained terra firme soils, including some heterogeneous situations.

2.3.2 Soil cores

We initially sampled 490 soil cores along the 111 transects. Locations were selected on the field in order to represent the variability of topographic position and geological substrate on each site. For practical reasons, we didn't collect all soil cores especially those made to confirm or infirm diagnosis of extreme soils on ecotones. A total of 421 soil cores were actually laboratory processed and used in this study. All soil cores were georeferenced using GPS and attached to a 0.2-ha plot. For each soil core, 7 layers were described in the field (at 0-10 cm, 10-20 cm and every 20 cm up to 1.20 m) using a standard protocol documenting: soil moisture, color, texture (manual touching), roots abundance, nature and abundance of coarse elements, abundance of redox features and concretions. We also assessed soil drainage capacity in the field using a standard protocol adapted to local soil features (Boulet 1983; Sabatier et al. 1997) that allowed us to classify soils with deep vertical drainage >1.2 m (DVD), slow drainage due to red alloterite at depth <1.2 m (Alt), superficial lateral drainage (DLS) or blocked drainage with temporary hydromorphy (UhS for Uphill system and DhS for Downhill system depending on the topographic position) and soils with superficial permanent hydromorphy (HS). Samples have been systematically collected in each soil core every 20 cm from the top surface to 120 cm depth, dried as soon as possible and described again for color (using Munsell code) and for texture in order to correct potential bias due humidity. For each class of texture that we assessed by manual touching, we analyzed the distribution of particle sizes using specimens in order to refer to the classes in ISSS textural triangle (supplementary information SI1).

143 *2.3.3 Soil pits*

144 Soil pits were recently dug in the framework of a permanent plot network (GUYAFOR included
145 in TmFO network – (Sist et al. 2015)). They were located at representative points with respect to
146 geological substrates, topographic positions and local climate. We selected 19 pits from 11 sites
147 in order to represent the variability of soil types. We also completed the dataset by opening 6
148 additional soil pits in 3 new sites (see Table 1). Pit depths varied from 105 to 180 cm, with an
149 average about 150 cm. We described soil pits using a standard national protocol (Baize and
150 Jabiol 1995).

Table 1: Location of soil pits and characteristics of their environment

Profil	Xutm	Yutm	Depth	Position	Landscape	Geological Substrate (Delor et al. 2003)	Rainfall (mm.y ⁻¹)	WRB 2014
PAR7	286180	583650	150	talweg	A : Plain	Greywacke	<3000	Gleysol (Acric)
LAU1	212200	606180	150	terrace	A : Plain	Sedimentary formation	<3000	Albic Arenosol
<i>QUZ2</i>	<i>364150</i>	<i>476090</i>	<i>160</i>	<i>foot slope</i>	<i>B : Multiconvex</i>	<i>Sandstone and quartzites</i>	<i>≥3000</i>	<i>Albic Podzol (Arenic)</i>
CPB7	286340	555980	150	mid-slope	B : Multiconvex	Pelite	≥3000	Cambisol (Ferric, Siltic)
<i>QUZ1</i>	<i>387685</i>	<i>481670</i>	<i>150</i>	<i>upper slope</i>	<i>B : Multiconvex</i>	<i>Sandstone and quartzites</i>	<i>≥3000</i>	<i>Plinthosol (Loamic)</i>
MPB2	284280	553890	150	mid-slope	H : Mountains	Basic and ultrabasic complex	≥3000	Geric Pisoplinthic Plinthosol (Clayic, Humic, Skeletic)
COU3	252340	590375	160	top hill	C : Joint-Valley	Basalt (dikes and sills)	<3000	Acrisol
PAR5	286185	583690	150	mid-slope	A : Plain	Greywacke	<3000	Acrisol
<i>REG1</i>	<i>372890</i>	<i>463550</i>	<i>150</i>	<i>upper slope</i>	<i>C : Joint-Valley</i>	<i>Peraluminous leucogranite</i>	<i>≥3000</i>	<i>Stagnic Acrisol (Geric)</i>
<i>WAK4</i>	<i>233200</i>	<i>340780</i>	<i>150</i>	<i>upper slope</i>	<i>D : Multiconcave</i>	<i>Tonalite and granodiorite</i>	<i><3000</i>	<i>Acrisol (Loamic)</i>
<i>WAK2</i>	<i>231362</i>	<i>340942</i>	<i>150</i>	<i>top hill</i>	<i>D : Multiconcave</i>	<i>Tonalite and granodiorite</i>	<i><3000</i>	<i>Acrisol (Stagnic Pisoplinthic)</i>
<i>REG2</i>	<i>372670</i>	<i>463895</i>	<i>150</i>	<i>mid-slope</i>	<i>C : Joint-Valley</i>	<i>Leucogranites</i>	<i>≥3000</i>	<i>Acrisol (Skeletic)</i>
PAR6	286185	583670	150	foot slope	A : Plain	Greywacke	<3000	Ferric Acrisol (Loamic)
ACA1	188250	613550	150	hilltop	A : Plain	Sedimentary formation	<3000	Haplic Ferralsol
COU1	252380	590435	130	hilltop	C : Joint-Valley	Basalt (dikes and sills)	<3000	Haplic Ferralsol
SLV2	366810	458855	140	foot slope	G : Plateau	Granodiorite (monzonite)	≥3000	Haplic Ferralsol
ACA3	188490	613475	145	upper slope	A : Plain	Monzogranite and pegmatite	<3000	Haplic Ferralsol (intergrade Acrisol)
BAF2	168880	608225	170	mid-slope	A : Plain	Sedimentary formation	<3000	Haplic Ferralsol (intergrade Acrisol)
MT01	343500	467110	180	mid-slope	H : Mountains	Volcano-sedimentary rock	≥3000	Geric Ferralsol (Xanthic)
NOU1	313905	451670	160	mid-slope	H : Mountains	Volcano-sedimentary rock	≥3000	Geric Ferralsol (Xanthic, Clayic)
NOU2	313260	451360	150	upper slope	H : Mountains	Monzogranite	≥3000	Geric Ferralsol (Xanthic, Clayic)
SLV1	366555	458810	130	hilltop	G : Plateau	Granodiorite (monzonite)	≥3000	Geric Ferralsol (Xanthic, Clayic)
TIB2	358110	486285	180	hilltop	B : Multiconvex	Pelite	≥3000	Geric Ferralsol (Xanthic, Clayic)
MPB1	284160	553785	105	mid-slope	H : Mountains	Basic and ultrabasic complex	≥3000	Geric Humic Petroplinthic Ferralsol (Clayic)

2.2.4 Laboratory analyses

All soil samples were analyzed by CIRAD laboratory in Montpellier, France. Analyses were consistently conducted on all soil pit profiles and a representative sub-sample of soil core profiles (see below). For all these samples, we analyzed: particle size percentage in five classes (clay, fine silt, coarse silt, fine sand, coarse sand); relative volume of coarse fragments; Carbon and Nitrogen content. For all soil pit profiles and only for the most superficial soil core horizon, we added pH (water), Total Phosphorus, Available Phosphorus (Bray2), CEC and Exchangeable bases (by Metson method pH7). For all soil pit profiles we also completed the analyses with Fe/Al/Si extraction by CBD, oxalate and pyrophosphate, Total elements (Si, Ca, Mg, K, Na, Fe, Al, Ti, Mn), pH (KCl1N). We then computed several indices of soil properties using the WRB key: C/N, ΔpH (pH KCl – pH water), ΣB ($\text{Ca}_{\text{exch}} + \text{Mg}_{\text{exch}} + \text{Na}_{\text{exch}} + \text{K}_{\text{exch}}$), ECEC ($\text{S} + \text{Al}_{\text{exch}}$), CEC and ECEC for clay, $\text{Fe}_{\text{ox}}/\text{Fe}_{\text{CBD}}$, ΣRB ($\text{CaO} + \text{MgO} + \text{Na}_2\text{O} + \text{K}_2\text{O}$). We also computed Redness Rating (RR; (Torrent et al. 1983)) and added to soil pit and soil core analyses, the water dispersible clay determination when useful to discriminate between ferralic and argic horizons.

2.3. Statistical analyses

2.3.1 Soil classification

We used the last version of World Reference Base (WRB) to classify our soil profiles (IUSS Working Group WRB, 2014). Soil pits were classified based on the properties of diagnostic horizons detected with laboratory analyses and/or morphological criteria observed in the field. We indicated for each soil the Reference Soil Group (RSG) and we associated qualifiers that allowed distinguishing important variations in the characteristics of large RSG classes (see (Quesada et al. 2011) that detailed the main useful qualifiers for Amazonian soils). For soil cores classification, as diagnostic horizons couldn't be directly assessed with the field description, we used an indirect approach based on multivariate analyses. We computed twenty synthetic ordinal indices, detailed in table 2, relative to physical constraints, water drainage, chemical composition and texture variation (i.e. particles size distribution). Physical constraint

was described by the soil depth and the abundance in very coarse fragments (mainly parental material and ironstones). Water drainage and chemical composition was described using abundance of redox-features but also soil color variations that indicate waterlogging (Blavet et al. 2000), organic matter content (Wills et al. 2007) and hematite content (Torrent et al. 1983). Texture was appreciated using six variables that were calibrated according to the laboratory analyses made on soil pits and specimens (see supplementary information SI1).

Table 2: List of the 20 indicators used to describe and classify soil cores, with definition – the first code is used in the following text and figures

Indicator	Definition	Values
<i>Physical constraints</i>		
dept	Soil depth (= number of horizons described)	2 to 7
totE	Mean abundance in ironstones, rocks, mica, quartz	0 to 4
maxN	Maximum abundance in ironstones	0 to 3
<i>Water dynamic</i>		
depH	Depth of appearance for red-ox features	1 to 8
intH	Maximum abundance for red-ox features	0 to 3
rrU	Redness for the horizon 10-20cm	-8 to 6
colU	Hue for the horizon 10-20cm	45 to 270°
valU	Value for the horizon 10-20cm	2.5 to 8
chrU	Chroma for the horizon 10-20cm	1 to 8
<i>Soil texture</i>		
minS	Minimum sand content from 0 to 120cm depth	3 to 8
meaS	Mean sand content from 0 to 120cm depth	3 to 8
minC	Minimum clay content from 0 to 120cm depth	1 to 6
rgeC	Range of clay content from 0 to 120 cm depth	0 to 5
maxL	Maximum silt content from 0 to 120 cm depth	1 to 6
meaL	Mean silt content from 0 to 120 cm depth	1 to 4.2
<i>Soil color</i>		
RRm	Mean Redness from 0 to 120cm depth	-3.2 to 6
dRR	Range of Redness from 0 to 120cm depth	0 to 15
dF	Diversity of Hue from 0 to 120cm depth	1 to 5
dV	Diversity of Value from 0 to 120cm depth	1 to 5
dC	Diversity of Chroma from 0 to 120cm depth	1 to 4

We normalized these twenty variables and applied a Principal Component Analysis (PCA) in order to summarize information that structured the data in few synthetic axes. We then used the scores obtained for the 421 soil cores on the PCA axes with eigenvalues >1 (following the Kaiser-Guttman criterion in order to keep a maximum of significant variance – (Borcard et al. 2011)) to classified them using a Hierarchical Classification (HC) with Ward algorithm. HC allowed us aggregating soil samples with respect to their similarity and provided a complete classification

tree that we cut in order to obtain the same number of clusters as the number of soil classes identified from the soil pits dataset.

In order to classify these clusters regarding the WRB types, we used composite samples obtained by mixing 2 to 5 samplings from the same depth, the same site and the same cluster. We then checked for homogeneity of intra-classes properties and compared the classes using non-parametric Kruskal-Wallis tests and Multiple HSD-Tukey tests for pairwise comparisons (Hollander and Wolfe 1973).

2.4.2 Partitioning soil and geomorphology influence on forest composition

To assess the influence of soil properties on floristic composition and to compare the effects of soil types and geomorphological landscapes on beta-diversity we used the same analytical framework than Guitet et al (2015), based on a unified variance decomposition strategy (Pelissier and Couteron 2007). We used Non-Symmetric Correspondence Analysis (NSCA) to partition between-plot species diversity (or beta-diversity) along ordination axes in a metric directly related to Simpson diversity (Pelissier et al. 2003). NSCA places emphasis on the most common species thus revealing variations in the main floristic background of species assemblages along the most prominent ordination axes. We then performed canonical and partial analyses (Legendre and Legendre 1998) to quantify the part of diversity (sensu Simpson) explained or not explained by external variables. Referring to the above-defined Simpson metric, these analyses are known as NSCAIV (IV being "on Instrumental Variables") for the canonical analyses, and pNSCAIV for the partial analyses (Couteron et al. 2003). They are specific versions of the broader concept of Redundancy Analysis. Comparing the variance of the floristic tables obtained by NSCA with that obtained by NSCAIV with respect to soil factors (instrumental variables) indicates the proportion of diversity explained by the soil effect. Combining pNSCAIV with soil factors as instrumental variables and NSCAIV with geomorphological landscapes provided the proportion of diversity not explained by the soil effect but explained by geomorphology.

We also used anova-like pseudo-F ratios and restricted randomization procedures to test the effect of soils and geomorphology on the abundance of each taxon (Couteron and Pélissier 2004). As we previously demonstrated that large-scale beta-diversity patterns were only partly explained by geomorphology (from 1 km up to 100 km depending of the information; Guitet et al. 2015), we tested the soil effect in a nested design, i.e. by randomizing the plots' floristic composition between soil types within sites. All analyses were performed using R statistical software version 3.0 (R Development Core Team 2009).

We applied this analytical framework at the family level (family-by-plot table) and at the most precise taxonomic level (taxa-by-plot table). We tested the soil effect by considering independently the soil types classification in reference to WRB and the drainage capacity classes. We firstly applied these analyses on the only plots where soil cores were collected. Secondly we also added plots where soil properties could be unambiguously inferred from field ecological indicators: waterlogged soils were classified as hydromorphic soils (SH) based on drainage capacity and as Gleysol on WRB (even if they were rare Histosols); shallow soils were classified as superficial drainage (DLS) based on drainage capacity and as Petric/Petroplinthic Plinthosols in WRB classes (even if they were rare Leptosols). However, as including all the 227 plots corresponding to these extreme soils would led to over-estimate their frequency to the more common deep drained soils, we introduced systematically only one plot in seven (i.e. 24 plots on wetlands and 5 plots on shallow soils).

3. Results

3.1 Soils classification

3.1.1 Soil pits analyses

We identified seven soil types among our 25 soil pits. More than a half the profiles (13 out of 25) were classified in the dominant group of Ferralsols. The second group was Acrisols with 7 profiles. The other profiles were classified in Plinthosol, Cambisol, Arenosol, Podzol and Gleysol

corresponding to rare and constraint soils, physically or chemically. The most extreme and original profiles corresponded to:

- One Albic Arenosol (LAU1) and one Podzol (QUZ2) characterized by sandy or sandy loam texture ($S > 80\%$) in all the layers with very low chemical fertility ($CEC < 0.2 \text{ cmolc.kg}^{-1}$ and $\Sigma \text{Base} < 1.2 \text{ cmolc.kg}^{-1}$);
- One Cambisol (CPB7) which showed a poorly-weathered underlying horizon with high silt content ($> 50\%$) in depth and very contrasted colors ;
- Two Plinthosol (MPB1 and QUZ1) characterized by sub-surface Fe-rich layers that contained more than 40% of indurated concretions or nodules ;
- One Gleysol (PAR7) with typical reductimorphic colors.

We observed very specific texture for each principal group (Figure 2). Among the dominant group of Ferralsols, we distinguished two sub-groups: Geric Ferralsols (Clayic) and Haplic Ferralsol. The Geric Ferralsols (Clayic) were characterized by a homogeneous high clay content (i.e. $> 45\%$) for almost all layers above 1.20m. The Haplic Ferralsols exhibited lower clay content with heavy clay texture only in the deepest horizons or very stable clay content from ground to depth. They used to contain less than 15% silt in the first 1,20m. At the opposite Acrisols exhibited lower clay content ($< 45\%$) in all layers, an important increase in clay content from ground to depth (plus 15 to 20%) and significant variation in silt content ($< 30\%$). As a result, these particle size criteria were used as key-indices for classification of soil core samples.

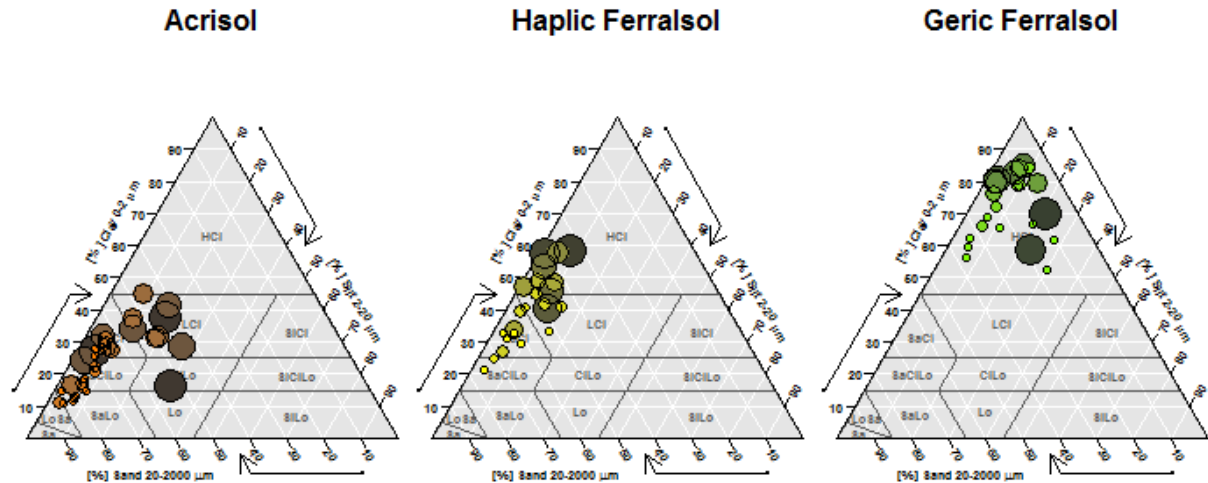


Figure 2: Particles size distribution for the three main groups of soil diagnosed in the soil pits dataset

3.1.2 Soil core classification

Principal Component Analysis (PCA) applied on the 421 soil cores exhibited seven notable axes (Figure 3 a). The first axis explained 24% of total variance against 13 to 6% for the six others. Variables that mainly contributed to the first axis were relative to texture (maxL, meanL, rgeC on the positive side and minC on the negative side) and hydromorphy (intH on the positive side, chrS and depH on the negative side). It sorted soils with high clay content and without hydromorphic indices from less clayish and more loamy soils with markers of temporary water-saturation (Figure 3b). Second axis was mainly structured by variables related to redness (RRm, dRR, dF on the negative side). It opposed the yellowish and quite homogeneously colored soils with goethite (hydrated iron oxide) to the most reddish, colored and contrasted soils with high hematite content or iron concentrations (Figure 3c). Third axis opposed sandy and well-drained soils (minS, meanS and depH on the positive side) to hydromorphic and less sandy soils (intH on negative side). Variables relative to physical constraints (dept on the positive side maxN, totE on the negative side) contributed to the fourth axis and opposed skeletal soils charged with lots of coarse fragments to deep soils with fine texture. The three other axes were more difficult to interpret and were mainly correlated with variables relative to the color and hydromorphy.

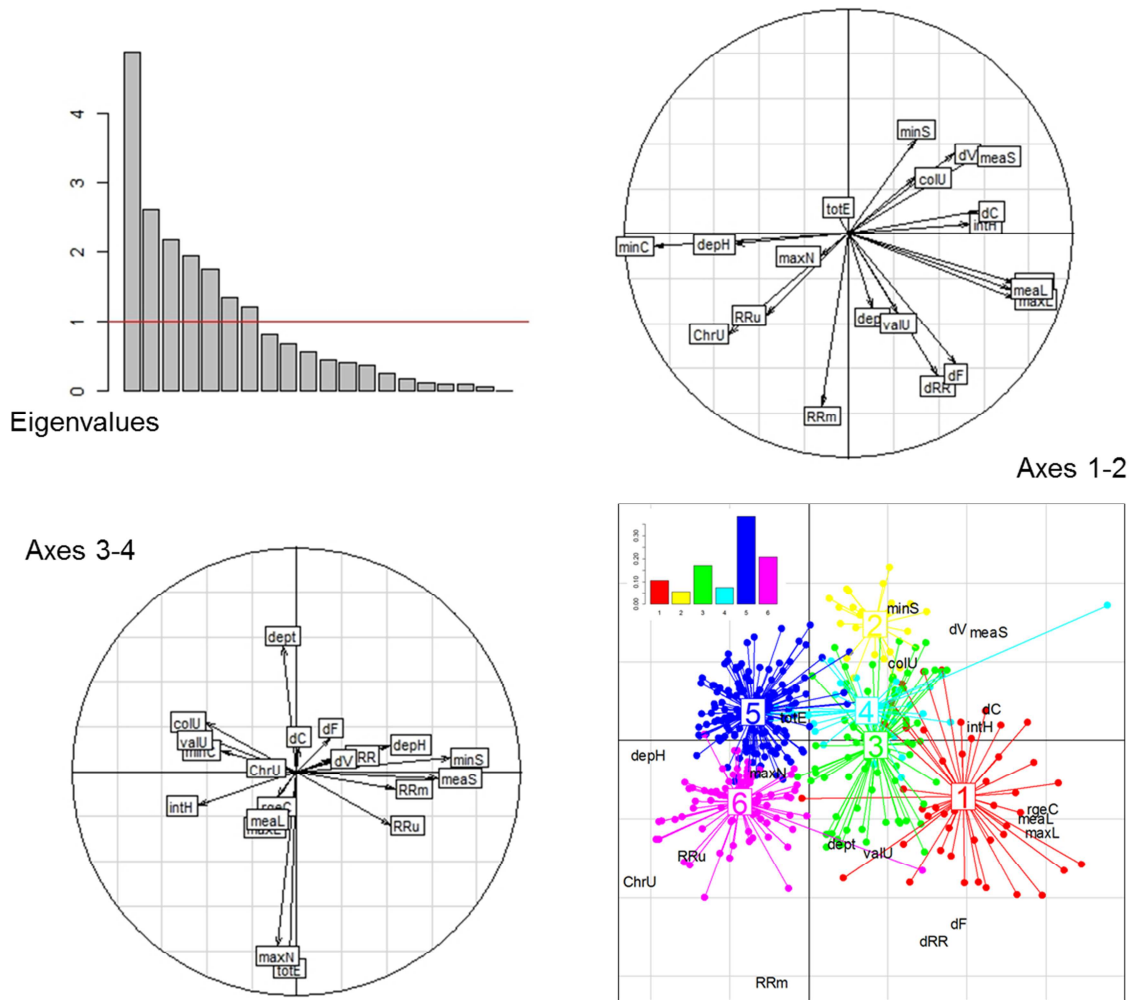


Figure 3: PCA analysis with a) histogram of the eigenvalues on the upleft ; b) correlation circle for the two first axes on the upright ; c) correlation circle of the third and fourth axes on the bottomleft ; d) projection of the soils on the the first axes on the bottomright (numbers and colors indicate the different clusters obtained by HC – and the histogram indicates the frequency of the clusters)

The Hierarchical Classification (HC) was performed with the scores of the seven significant axes using Ward method for clustering. The resulting tree was cut in order to obtain 6 clusters (see supplementary information SI2) which corresponded to the number of groups observed on pits (without Gleysol that were not represented in this dataset). The 6 clusters (W1 to W6) appeared to be well separated on the two first axes of the PCA (Fig 3d), except cluster W4 that was better segregated on the third axis (not shown). Results of laboratory analyses for the 12 composite samples representing these 6 clusters are detailed in supplementary information SI2 and SI3 along with soil pits analyses.

Cluster W6 and W5 were the dominant groups which gathered respectively 21 and 39% of our samples. They corresponded to the most clayish soils ($\text{minC} > 5$), more reddish for cluster W6 ($\text{RRm} > 2$ and $\text{RRu} > 1$) and yellowish for cluster W5 (RRm and $\text{RRu} < 0$). The three composite samples (HM, SP, TOP) that represented cluster W6 were very similar to soil pits classified as Geric Ferralsols (particularly SLV1, NOU1) with an homogeneous high clay content (50-65%) and a positive redness. Consequently we interpreted W6 as a group of Geric Ferralsols (Clayic) and hereafter referred to as Ferralsol6. The four composite samples that represented the cluster W5 were more heterogeneous. Two of them (i.e. PI, CA) showed high clay content (44-70%) but a lower redness and were also similar to soil classified as Geric Ferralsols (particularly NOU2, TIB2). The composite ITO showed also high clay content but a limited depth and lots of coarse and hard concretions and appeared similar to soil pit MPB1 classified as Geric Humic Petroplinthic Ferralsol. The last composite EB1 had lower but stable clay content (26-29%) and was more similar to Haplic Ferralsol (especially BAF2). Consequently, this cluster was interpreted as Haplic Ferralsol even if it gathered quite variable (Haplic/Petroplinthic/Geric) Ferralsols. It is hereafter referred to as Ferralsol5.

Cluster W3 included 17% of the samples and corresponded to sandy soils ($\text{meaS} > 5$) with variable clay content ($\text{rgeC} > 2$) that was confirmed by the three composite samples (i.e. TR, YA, AI) which were very similar to soil pits classified as Acrisols (especially PAR5) with 45-75% sand and 20-40% clay. Moreover, laboratory analyses detected Argic horizons on these three composites. As a result, we interpreted cluster W3 as Haplic Acrisol and hereafter referred to as Acrisol3.

Cluster W2 was very close to W3 and gathered only 6% of the samples. It corresponded to the sandiest soils. This was confirmed by the composite sample WA that exhibited more than 80% of sand in all the layers. It was quite similar to the soil pit LAU1 classified as Arenosol (except the Albic property). However laboratory analyses detected an Argic horizon. As a result this cluster W2 was interpreted as Arenosol to Arenic Acrisol and is hereafter referred to as Arenosol2.

Cluster W1 gathered 11% of the samples and is characterized by high silt content ($\text{maxL}>5$) with contrasted colors ($\text{dRR}>5$), high clay content variability ($\text{rgeC}>3$) and more nodules concentration than other clusters ($\text{maxN}>1$). The composite sample CP was similar to soil pit classified as Cambisol (CPB7) with a silt content exceeding 50% below 40 cm. We also observed an important contrast of colors between layers 80-100 cm and 60-80 cm consistent with Cambic diagnosis. All these characteristics were also encountered in the soil pit QUZ1 classified as intergrade between Cambisol and Plinthosol (Loamic). As a result, cluster 1 was interpreted as Cambisol and Plinthosol and hereafter referred to as Plinthosol1.

Cluster W4 contains only 6% of the samples and was characterized by very low redness (RRm and $\text{RRu}<0$) and shallow hydromorphic mottles ($\text{depH}<5$, $\text{intH}>2$) indicating a Gleyic or Stagnic horizon. Most these samples were collected downhill or on terraces near thalwegs or rivers. The composite sample BE representing this cluster revealed an Argic horizon fulfilling Ferralic propertie. This sample was quite similar to soil pits REG1 and WK2 classified as Acrisols with Stagnic properties. As a result cluster W4 was interpreted as Stagnic or Gleyic Acrisol hereafter referred to as Acrisol4.

3.2 Soil properties

We focused on Carbon, Nitrogen, CEC and extractable Phosphorus content (method Bray2) in the upper horizon (0-20 cm) that characterize soil fertility (Laurance et al. 1999). We compared chemical properties for the main soil classes, mixing soil pits and composite soil samples: soil pits classified as Geric Ferralsols were gathered with Ferralsol6, Haplic Ferralsols gathered with Ferralsol5 and Acrisols gathered with Acrisol3 and Acrisol4 (Figure 5). As the number of samples per class was low, even for the main ones ($N=11$ for Acrisols, 9 for Geric Ferralsols and 9 for Haplic Ferralsols).

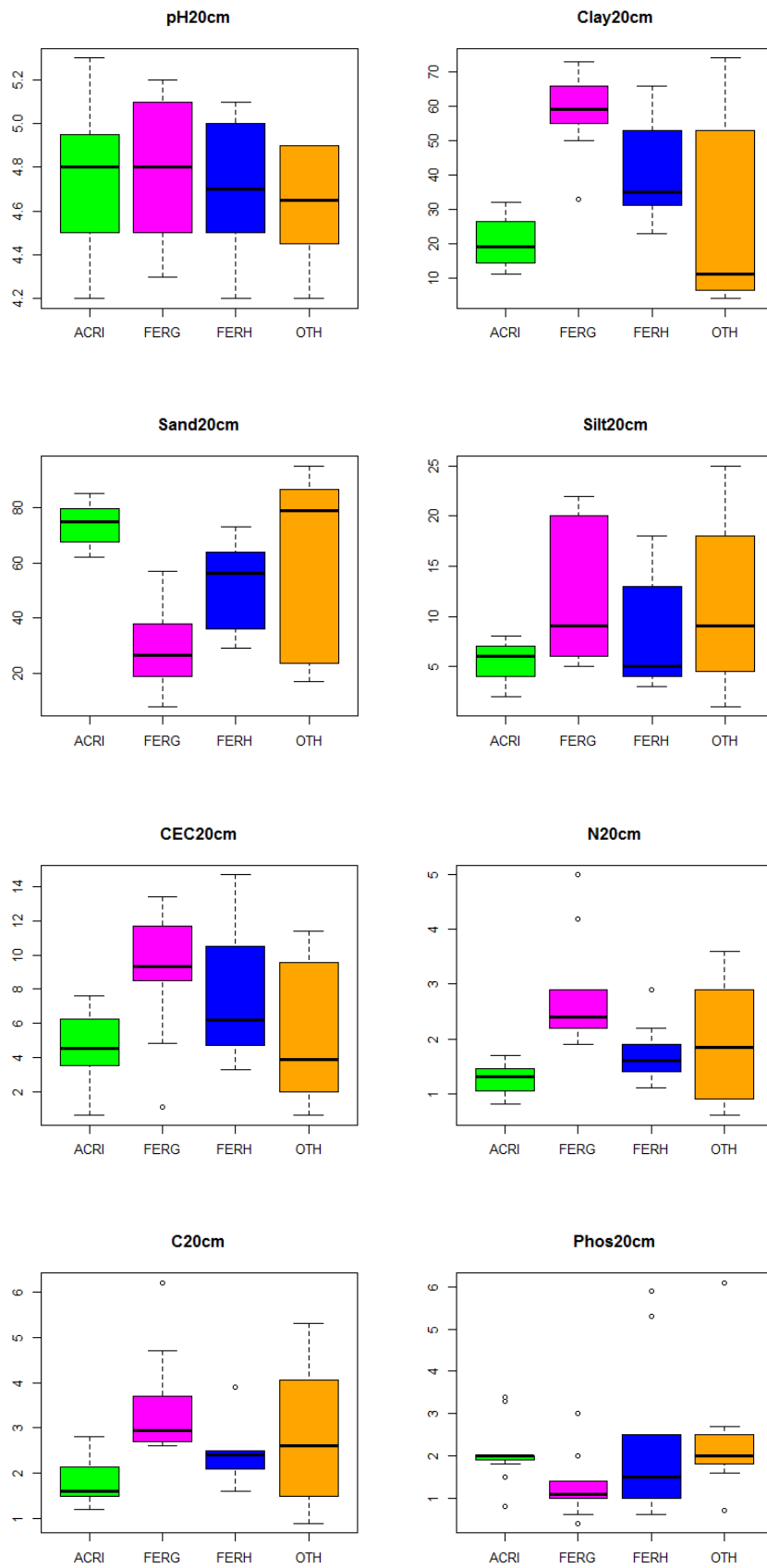


Figure 4 : Variability of soils properties between the main soil classes (ACRI=Acrisols, FERG=Geric Ferralsols, FERH=others Ferralsols, OTH= other soils) in the upper horizon (0-20cm).

Carbon and Nitrogen were significantly higher in Ferralsols and especially in Geric Ferralsols than in Acrisols (respectively $\chi^2=17$ and 18, $df=2$ and $P<0.001$ for both). CEC was more variable but still significantly higher in Geric Ferralsol than in Acrisol ($\chi^2=9$, $df=2$, $P<0.05$). Phosphorus showed no significant differences between soil classes and was particularly low ($\chi^2=5$, $df=2$, $P=0.085$).

We also compared drainage capacity on the six soil core classes (Figure 6) and observed consistent and significant differences ($\chi^2=102$, $df=5$ and $P<0.001$). On the one hand all Ferralsols showed good drainage capacity whereas, on the other hand, Acrisol4 and Plinthosol1 exhibited low drainage capacity (Multiple test of Tukey, $P<0.001$).

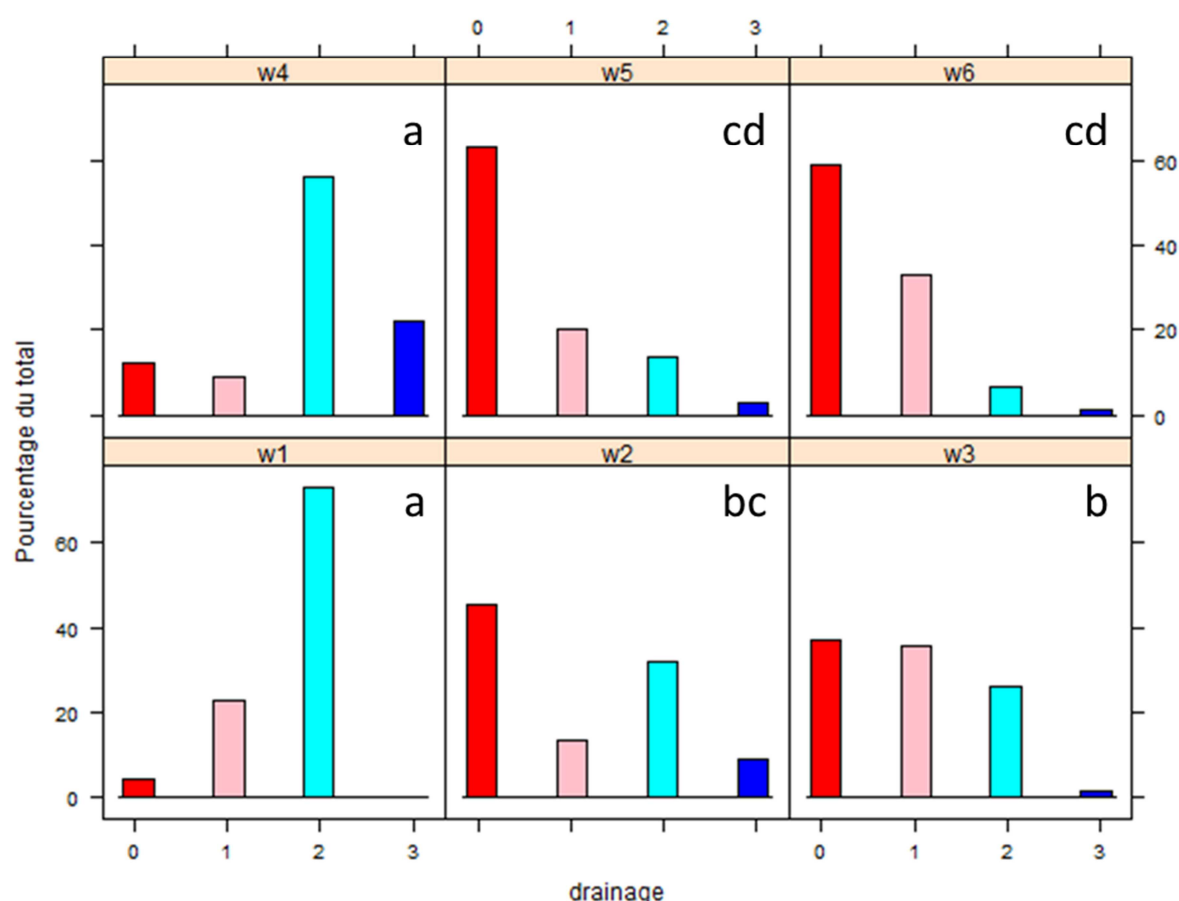


Figure 5 : Variability of water capacity between soil clusters with 0=deep drainage (DVL), 1= slow drainage (Alt), 2= superficial or blocked drainage (DhS+Uhs+DLS), 3=permanent hydromorphy (HS). Letters in the top right indicate the significant differences ($P<0.05$) based on Tukey multiple comparison test.

3.3 Relationship between soils and landscapes

Comparing the distribution of field ecological indicators on the 3,132 plots with Kurskal-Wallis tests, showed significant differences in the spatial distribution of extreme soils and particularly Gleysols (Figure 6 $\chi^2 = 131$, $df = 9$, $P < 0.001$ for wetland). Gleysols were more frequent in plains (18 to 32% in type A) and merely infrequent on irregular multiconvex relief (3 to 12% in type B), moderate plateau (3 to 12% in type E) or mountainous relief (4 to 8% in type H). At the opposite, shallow soils were generally rare ($<1\%$) but more frequent on these three landscapes ($\chi^2 = 62$, $df = 9$, $P < 0.001$) especially on irregular multiconvex relief of type B (4 to 5%) and mountainous relief of type H (2 to 3 %).

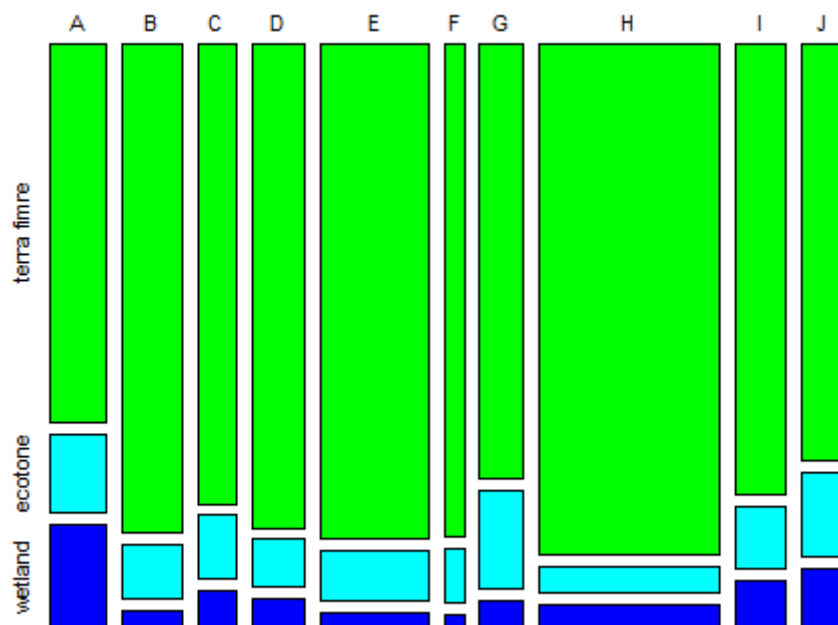


Figure 6: Frequency of Gleysol per landscapes indicated by ground indices on 3,132 plots: “wetland” indicates plots entirely cover by Gleysol, “terra firme” indicates plots entirely covered by other soils, “ecotone” indicates plots corresponding to transitional area

Deep soil types were also not equally distributed between landscapes as demonstrated by the distribution of soil types inferred from soil cores (Figure 7a - $\chi^2 = 181$, $df = 9$, $P < 0.001$). Plinthosols and Cambisols were particularly abundant in irregular multiconvex landscapes (type B) and plains but quite rare on high reliefs. Arenosols were mainly found in flat areas as plains and multiconcave reliefs. Acrisols were also particularly abundant on multiconcave reliefs and

regular multiconvex reliefs (I and J). In low and regular multiconvex reliefs (I) the frequency of stagnic and gleyic acrisols was also high. At the opposite, geric ferralsols were particularly abundant on all plateaus and high reliefs (type E to H) as well as haplic ferralsol, especially on high relief and high plateau with inselbergs (type F).

Similarly, drainage was very variable between landscapes (Figure 7b - $\chi^2 = 24$, $df = 9$, $P < 0.005$). High reliefs (type H) and moderate plateau (type E) exhibited the highest proportion of soils with deep vertical drainage. At the opposite low reliefs exhibited worst drainage: plains and low regular multiconvex reliefs (type I) showed significantly less deep drainage and high frequency of hydromorphic soil (HS) or lateral superficial drainage (DLS); multiconcave reliefs (type D) and jointed-valleys (type C) showed lots of superficial hydromorphy in Down-hill position (DhS); type B (irregular multiconvex landscapes with high hills and large valleys) associated frequent superficial drainage along with temporary hydromorphy on uphill position (UhS).

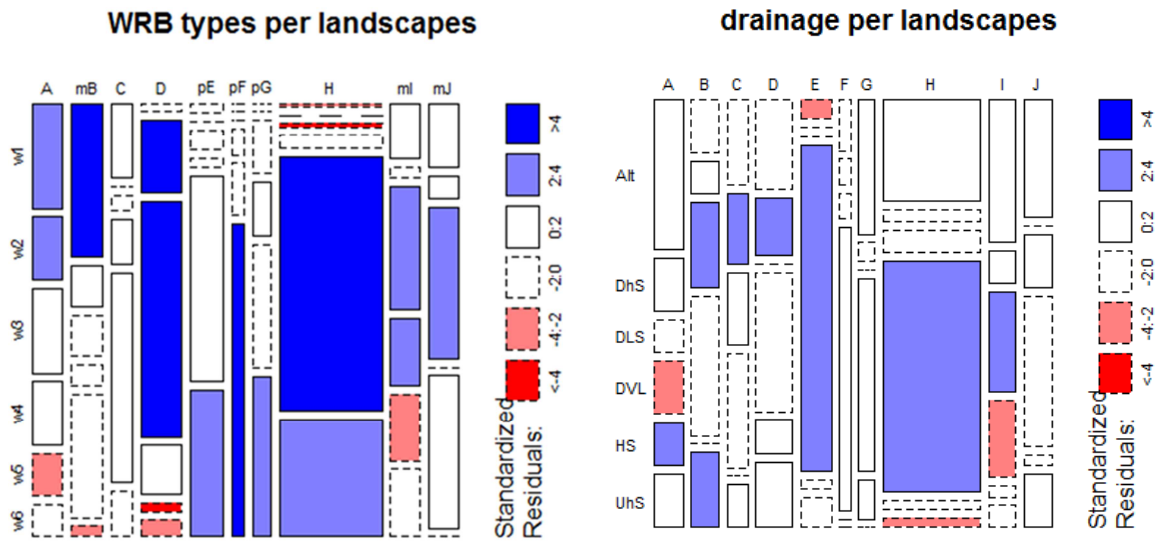


Figure 7: Frequency of deep dry soil types per landscapes indicated by the 421 soil cores for WRB classification (left) and for drainage classes. Dark colors indicate strong deviation from a Khi-square distribution ($p < 0.01$) and light colors limited deviation from Khi-square distribution ($p < 0.05$), white is not significant.

3.4 Significant effect of soils on forest composition

Landscape effects explained from 13 to 16% of the inter-plot variance at the family level and from 10 to 14% at the most precise taxonomic rank and were quite comparable to the results previously obtained with the complete dataset (i.e. 13 and 12% for family and taxa level respectively – see Guitet et al 2015). Part of inter-plot variance explained by complete soil effects varied from 5 to 6% at the family level and 5 to 7% at the most precise taxa rank (Table 3). Drainage and soil type effects were very complementary for deep drained soils (only 1% of variance shared), but logically more redundant when we included the extreme soils (2% of variance shared). After factoring out soil effects, landscape effects remained important, about 12% at the family level and from 9 to 10% at the most precise taxa level.

Table 3: Part of Simpson's beta-diversity (%) explained by soil filtering effects and geomorphological landscapes effect on composition at the family level and at the most precise taxonomic rank

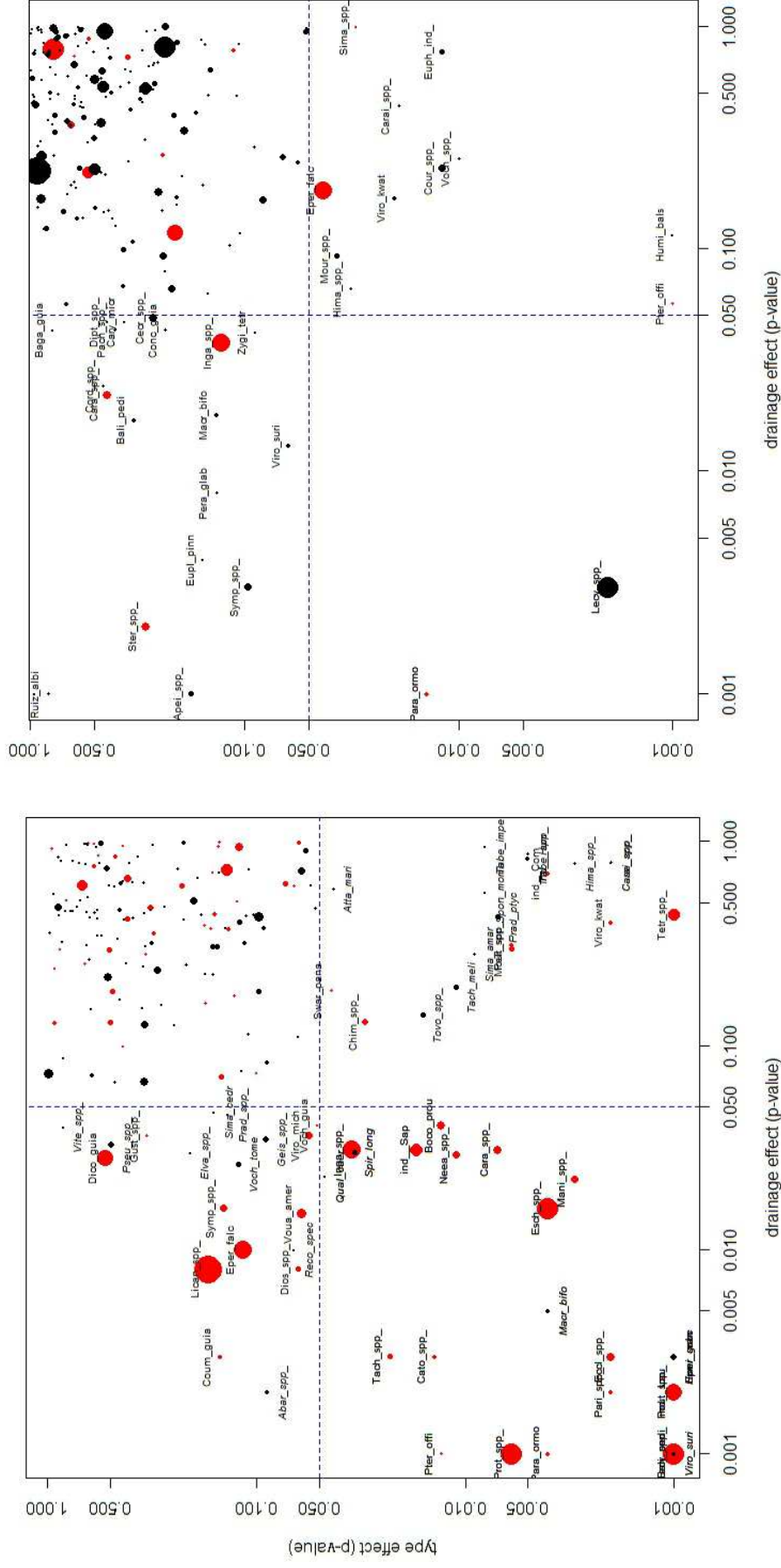
<i>Data</i>	<i>Deep terra firme soils (N=416)</i>		<i>All soils (N=445)</i>	
Factors	<i>Taxa</i>	<i>Family</i>	<i>Taxa</i>	<i>Family</i>
landscape	14	16	13	16
landscape minus soil	10	12	9	12
soil minus landscape	2	2	4	3
total soil	5	5	7	6
drainage	3	4	4	3
WRB type	3	2	5	5

When soil effects were tested alone in the anova-like tests (i.e. models 1 and 2 in table 4), we found 43 taxa which abundances were significantly explained by drainage ($p < 0.05$) and 43 influenced by soil types, including 24 shared taxa (Figure 8a). The list of taxa influenced by drainage was very consistent with previous studies performed at local scale (Sabatier et al 1997, Morneau 2007) and included many taxa well-known to be restricted to hydromorphic soils (i.e. *Pterocarpus officinalis*, *Macrolobium bifolium*, *Virola surinamensis*, *Symphonia spp.*) as well as taxa intolerant to water soil saturation (e.g. *Vouacapoua americana*, *Virola michelii*, *Paramachaerium ormosioides*). No similar studies were available to compare with the results obtained for soil type effects.

When landscape effects were tested jointly with soil effects, including sites as permutation compartments to take into account spatial correlation (models 3 and 4 in table 4), all effects remained significant ($p < 0.05$). Landscape effect was almost similar when tested jointly with drainage or with soil types (i.e. $df=9$, $F=2.42$ and $p < 0.008$). The list of species significantly influenced by landscapes remains quite similar with 17 taxa for both tests with 16 shared taxa ($p < 0.05$). In these models drainage significantly accounted for the abundance of only 22 taxa ($p < 0.05$) and soil type effect significantly accounted for the abundance of 14 taxa ($p < 0.05$) (Figure 8b).

Table 5: Results of anova-like test for different models testing soil effects independently (models 1 and 2) or testing landscape, site and soil effects in a nested framework (models 3 and 4) – all tests used Simpson metrics - in all cases residuals diversity (i.e. intra plot variance) accounted for 0.89

	Df	Diversity	F-value	Pr(>F)	N taxa $P < 0.05$
Model 1 : soil types					
Total		0.968			
wrb type	7	0.00294	3.27	0.001	43
↳ plots	437	0.0745	16.8	0.001	
Model 2 : drainage					
Total		0.968			
drainage	5	0.00294	3.42	0.001	43
↳ plots	439	0.0754	16.09	0.001	
Model 3 : landscape/site/soil_types/plot					
Total		0.968			
landscape	9	0.0103	2.42	0.014	17
↳ site	27	0.0127	3.07	0.001	55
↳ wrb	91	0.014	1.18	0.003	14
↳ plot	317	0.0414	12.8	0.001	
Model 4 : landscape/site/drainage/plot					
Total		0.968			
landscape	9	0.0103	2.42	0.008	17
↳ site	27	0.0127	2.98	0.001	54
↳ drainage	91	0.0144	1.22	0.002	22
↳ plot	317	0.041	12.7	0.001	



434

435 **Figures 8: Representation of the significance of the soils and landscapes effects for the 199 species or group of species (SGS) available in the dataset. The**

436 **199 SGS are plotted regarding the p-value of the anova-like tests. Red plots indicate SGS which abundances are also significantly influenced by landscape.**

437 **The top figure indicates the results obtained when effects are tested independently. The down figure indicates the results obtained when landscapes**

438 **effects and soil effects are tested together including site-effects.**

439

440 **4. Discussion**

441 **4.1 Soil properties and geomorphological landscapes are highly dependent**

442 The analysis of our large soil dataset highlights a significant variability in soil properties across
443 French Guiana and corroborates the hypothesis of a strong relationship between
444 geomorphology and soils.

445 Well-drained ferralsols appear to be largely dominant in French Guiana with more than 50% of
446 total samples, especially on the main geomorphic surface, corresponding to plateaus, and on the
447 oldest surfaces, corresponding to mountainous landscapes (Figure 7). This situation is
448 consistent with the idea that Ferralsols are widespread on old stable pre-Cambrian basement
449 (Sanchez 1976) as generally acknowledged in Amazonia (Quesada et al 2011). However, we
450 observed a significant heterogeneity in this group due to variation in clay content (Figure 3).
451 Ferralsols with a very high clay content correspond to the Geric sub-group. They exhibit higher
452 CEC, C and N content in the upper horizon than other Ferralsols but have a slower drainage due
453 to the degradation of the micro-structure (Figure 4 and 5). Acrisols are the second common soil
454 in our samples as in the rest of Amazonia (Quesada et al 2011). They are mainly concentrated in
455 multiconvex reliefs locally called “demi-orange” that correspond to geomorphologic surface that
456 undergoes significant physical erosion shaping a succession of small hills (Migon 2009). Acrisols
457 are also frequent in the southern multiconcave reliefs. According to Fritsch et al. (1986) in
458 northern Guiana, Acrisols correspond to ancient Ferralsols transformed by erosion
459 (rejuvenation) or eluviation (clay impoverishment), in areas that were subjected to a recent
460 tectonic disequilibrium. They are sandier and their upper horizons contain less carbon and
461 nitrogen than in Ferralsols (Figure 4). They also show lowest CEC than Geric Ferralsols but little
462 more Phosphorus even if the absolute value remains low. Acrisols are also less drained than
463 Ferralsols with frequent superficial lateral drainage or Gleyic/Stagnic properties (Figure 5). All
464 these characteristics are consistent with Quesada (2011) observations for Amazonian basin.

More constraining soils, like Gleysols, Cambisols, Plinthosols and Arenosols, are encountered in the coastal plain, in joint-valleys but also in very irregular multiconvex reliefs (for Plinthosols on type B) and inland multiconcave reliefs (for Arenosols on type D). Gleysols and Plinthosols may result from the transformation of Acrisols related to groundwater oscillations as described by Fritsch et al. (2007) on the older sediment of the upper Amazon basin. Stagnating water and/or accumulation of iron concretions in superficial horizons lead to high constraints for roots prospection. Arenosols and Cambisols correspond respectively to the oldest and youngest stages of the weathering process undergone by Ferralsols (Quessada et al 2011). Arenosols result from Ferralsols evolution after kaolinite weathering. Their coarse soil texture limits water holding capacity during dry season and nutrient content available for the vegetation. Cambisols are directly developed on fresh rock exposure after landslides. Their depth and soil structure is generally limited by the presence of shallow saprolites (Ferry et al. 2003; Paget 1999). In both cases, available Phosphorus is concentrated in the upper horizon and is significantly more abundant than in Geric Ferralsols (Figure 4).

In conclusion, the WRB soil classes combined with drainage classes allow describing the variability of the main soil types encountered in the region. Soil variability encountered here represents only a part of the whole soil diversity described in Amazonian context (Quessada et al 2011). Even if the chemical fertility gradient (especially Phosphorus, CEC) is quite limited in our study, physical constraints, drainage quality and nutrient content of the upper horizons are sufficiently contrasted to determine a floristic differentiation. The heterogeneous soil distribution confirms that different assemblages of soil types correspond to the various geomorphological landscapes.

4.2 Edaphic filter alone cannot explain the geomorphic control on forest composition

Even if the different geomorphological landscapes correspond to different assemblages of soil types, our results highlight that the influence of geomorphological landscapes on forest composition integrate much more than the only soil filtering effect.

In fact, floristic variance partitioning (i.e. Simpson's beta-diversity) shows that soil filtering impacts significantly the forest composition at large scale, even if the environmental gradient is quite limited in comparison with usual studies performed in Amazonia and that focus on very contrasted habitats, like white sands or varzeas versus terra firme (e.g. (Haugaasen and Peres 2006; Stropp et al. 2011)). The soil filtering effects that we detected are very consistent with previous results demonstrating the relationship between topography and soil properties at local scale in French Guiana (Couteron et al. 2003; Morneau 2007; Sabatier et al. 1997). Drainage capacity confirms to be an influential factor with a strong opposition between waterlogged and terra firme soils (Morneau 2007). Moreover it explains the significant evolution of the floristic composition from terra firme soils with deep drainage to terra firme soils with temporary water-saturation (Couteron et al. 2003; Sabatier et al. 1997). The species whose abundances are significantly influenced by drainage confirmed some ecological preferences previously reported on these few studies, but questions the generalization of other preferences that could therefore be site-specific (see Supplementary information SI4). However our forest inventory data probably underestimate intra-genus differences. This may preclude our analysis to show radiation within large genus such as *Eschweilera*, *Licania* etc. Effect of WRB types is partly redundant with drainage effect because drainage capacity is dependent of textural and structural properties of soils that are included in the WRB diagnostic. However it also includes the influence of chemical composition and fertility and drives the abundances of 16 supplementary species.

Finally, soil filtering effect is partly redundant with geomorphological landscape effect, in the sense that a large share of this effect vanishes after factoring out landscape types (Table 4). Moreover, it explains only about 25% of total geomorphological landscapes influence on forest composition at the family level and about 30% at the most precise taxa level. Even if extreme soils inferred from field ecological indicators are quite infrequent (<10% of total plots), their influence significantly increases soil effect. However, even in this last case, the fraction of variance explained by soils is not sufficient to explain the landscape effect. On the contrary we

can conclude that geomorphological landscapes are quite efficient to approximate the main variation in regional soil cover as they can capture 60% of the soil filtering effects due to deep terra firme soils. However they are not sufficient to represent local extreme conditions as this fraction decreases to 40-50% when very constraint soils are taken into account.

4.3 Limits and perspectives

Three factors may limit the power of our analysis. At first, the low number of available plots (N=445) and trees (N=18,057) regarding the number of taxa (N=199). However, as the proportion of variance explained by geomorphological landscapes is of the same order of magnitude with this sub-sample than with the complete sample used in Guitet et al. (2015) (Nplot=3,132), we can assume that this dataset is sufficient to correctly estimate environmental effects. However, the actual power of anova-like tests applied species-by-species is probably lower because of the lack of replicates within sites (i.e. max 29 plots by site). In fact, in this study landscape effect significantly accounted for the abundance of only 16 taxa when site-effect is taken into account, whereas it proved to explain the abundance of 80 taxa when tested with the complete dataset (Guitet et al. 2015).

Secondly, the taxonomic resolution of our floristic data is often limited to genus level. However phylogenetic niche conservatism (Wiens and Graham 2005) may reduce the noise due to mixing different species in the same group. Moreover the soil filtering and landscapes effects that we detected concern both species and groups of species at the genus or family level. As a result, we can assume that if absolute fraction of floristic variability explained by environmental factors may be underestimated because of coarse taxonomic resolution and possible limited statistical power, the proportion of variance explained by both landscapes and soil effects are correctly estimated.

The last limiting factor is linked to combination of mass-effects and local spatial auto-correlation (Philipps et al 2003) that can result from the quite homogeneity of soils in several sites (i.e. frequency of dominant class >50% in 14 sites for soil types and in 16 sites for drainage) and that

may be the principal limit in this study. In fact, where sites are dominated by deep and well-drained ferralsols, the effect of the short environmental gradients can be hidden by the important seed sources for dominant species with quite large niche amplitude that used to dominate this type of habitats (Pelissier et al. 2003). This can explain why soil effects impact the distribution of 62 taxa over 199 when tested alone whereas they impact a more restricted and quite different list of taxa when we controlled for spatial auto-correlation by means of site-effect in the test (Table 4).

Nevertheless, the weak influence of soil filtering that we detected at large scale is consistent with several previous studies. In fact, niche effect (including soil and climate) rarely exceed 10% when studied at large scale (e.g. (Chust et al. 2006; Rejou-Mechain et al. 2008)). This corroborates the hypothesis that only early successional stages of forest communities might be strongly influence by niche effects and that mature forests are more neutral (Réjou-Méchain et al. 2014). It also support the idea that soil filtering effect produces significant floristic variations even if only a minority of taxa displays significant variation in abundance with soils properties (Vleminckx et al. 2015).

Finally, the fact that geomorphology explains broad-scale patterns of forest diversity independently of soil filtering effect reinforces an alternative interpretation that links geomorphological landscapes to historical limited dispersion processes. In fact, regional drivers that shaped geomorphological landscapes (local tectonic, global and regional climate changes, marine transgressions) have direct effect on meta-community dynamics and species dispersion by creating corridor, barrier, fragmentation or refuge effects (e.g. (Haffer 2008)) and by modifying forest dynamics (Hammond 2005; ter Steege et al. 2010). Consequently, each geomorphological landscape can be viewed as an indicator of a long ecological trajectory, specific to the region, and that directly and indirectly shaped forest composition via neutral effects, niche effects and complex interactions between the two processes over long time

(Leibold et al. 2004). Therefore, a precise and systematic analysis of geomorphological features may be very relevant to go ahead in our understanding of diversity patterns in tropical forests.

Acknowledgements

We wish to thank the French Forest Agency (ONF), the Guianese National Park (PAG), the French Ministry of the Environment's ECOTROP program (Paysages et Biodiversité), and the European Union's PO-FEDER program (HABITATS) for funding this study. We would also like to thank Fabrice Benedet for organizing database, and all the colleagues who participated to soil pits opening and description: Mathilde Desprez, Jerome LeFol, Dominique Paget, Bruno Ferry.

References

- Baize D, Jabiol B (1995) Guide pour la description des sols. Techniques et pratiques. INRA, Paris
- Blancaneaux P (2001) Carte pédologique de la Guyane. In : J. Barret (eds) Atlas illustré de la Guyane. IESG, pp51-52.
- Blavet D, Mathe E, Leprun J-C (2000) Relations between soil colour and waterlogging duration in a representative hillside of the West African granito-gneissic bedrock CATENA 39:187-210
- Borcard D, Gillet F, Legendre P (2011) Unconstrained ordination. In: Numerical Ecology with R. Springer, pp 115-151
- Boulet R (1983) Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants. In: GERDAT, INRA, Muséum, ORSTOM (eds) Le projet ECEREX (Guyane). Analyse de l'écosystème forestier tropical humide et des modifications apportées par l'homme, pp 23-52
- Chust G, Chave J, Condit R, Aguilar S, Lao S, Perez R (2006) Determinants and spatial modeling of tree beta-diversity in a tropical forest landscape in Panama J Veg Sci 17:83-92
doi:10.1111/j.1654-1103.2006.tb02426.x
- Couteron P, Pélissier R (2004) Additive apportioning of species diversity: towards more sophisticated models and analyses Oikos 107:215-221

595 Couteron P, Pelissier R, Mapaga D, Molino JF, Teillier L (2003) Drawing ecological insights from a
 596 management-oriented forest inventory in French Guiana *For Ecol Manag* 172:89-108
 597 doi:10.1016/s0378-1127(02)00310-9
 598 Fayolle A et al. (2012) Geological Substrates Shape Tree Species and Trait Distributions in
 599 African Moist Forests *PLoS ONE* 7:e42381 doi:10.1371/journal.pone.0042381
 600 Ferry B, Freycon V, Paget D (2003) Genesis and water regime of soils on a crystalline base in
 601 French Guiana *Revue Forestiere Francaise* 55:37-59
 602 Figueiredo FOG, Costa FRC, Nelson BW, Pimentel TP (2014) Validating forest types based on
 603 geological and land-form features in central Amazonia *J Veg Sci* 25:198-212
 604 doi:10.1111/jvs.12078
 605 Fine PVA, Garcia-Villacorta R, Pitman NCA, Mesones I, Kembel SW (2010) A floristic study of the
 606 white-sand forests of peru *Ann Mo Bot Gard* 97:283-305 doi:10.3417/2008068
 607 Fortunel C, Paine C, Fine PV, Kraft NJ, Baraloto C (2014) Environmental factors predict
 608 community functional composition in Amazonian forests *J Ecol* 102:145-155
 609 Fritsch E, Bocquier G, Boulet R, Dosso M, Humbel FX (1986) Transformation systems in a
 610 ferrallitic mantle in French Guiana. Structural analysis and representation *Cahiers*
 611 *ORSTOM, Pedologie* 22:361-395
 612 Fritsch E, Herbillon A, Do Nascimento N, Grimaldi M, Melfi A (2007) From Plinthic Acrisols to
 613 Plinthosols and Gleysols: iron and groundwater dynamics in the tertiary sediments of the
 614 upper Amazon basin *Eur J Soil Sci* 58:989-1006
 615 Guitet S, Pélissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (2015) Geomorphological landscape
 616 features explain floristic patterns in French Guiana rainforest *Biodivers Conserv*
 617 24:1215-1237 doi:10.1007/s10531-014-0854-8
 618 Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, Molino JF, Baraloto C (2014)
 619 Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate
 620 taxonomic uncertainty *For Ecol Manag* 328:270-281
 621 Haffer J (2008) Hypotheses to explain the origin of species in Amazonia *Braz J Biol* 68:917-947

622 Hammond DS (2005) Guianan forest dynamics: geomorphographic control and tropical forest
 623 change across diverging landscapes. In: Tropical forests of the Guiana shield: ancient
 624 forests in a modern world. CABI Publishing, Wallingford UK, pp 343-379
 625 Haugaasen T, Peres CA (2006) Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and
 626 unflooded forests in the lower Rio Purús region of central Amazonia, Brazil *Acta*
 627 *Amazonica* 36:25-35
 628 Higgins MA et al. (2011) Geological control of floristic composition in Amazonian forests *J*
 629 *Biogeogr* 38:2136-2149
 630 Hollander M, Wolfe D (1973) A distribution-free test (Kruskal-Wallis) pp 115-120
 631 Nonparametric statistical methods New York, J Willey & Sons eds, 528p[Links]
 632 Laurance WF et al. (1999) Relationship between soils and Amazon forest biomass: a landscape-
 633 scale study *For Ecol Manag* 118:127-138
 634 Legendre P, Legendre L (1998) Numerical Ecology: second english edition vol 20. Developments
 635 in environmental modelling.
 636 Leibold MA et al. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale
 637 community ecology *Ecol Lett* 7:601-613
 638 Migon P (2009) Are any granite landscapes distinctive of the humid tropics ? Reconsidering
 639 multiconvex topographies *Singapore Journal of Tropical Geography* 30:327-342
 640 Morneau F (2007) Effet d'un gradient d'engorgement hydrique sur la structure et la dynamique
 641 d'une forêt tropicale humide (Paracou, Guyane française). Thèse de doctorat, Ecole
 642 Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts
 643 Paget D (1999) Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais.
 644 Pelissier R, Couteron P (2007) An operational, additive framework for species diversity
 645 partitioning and beta-diversity analysis *J Ecol* 95:294-300
 646 Pelissier R, Couteron P, Dray S, Sabatier D (2003) Consistency between ordination techniques
 647 and diversity measurements: Two strategies for species occurrence data *Ecology*
 648 84:242-251 doi:10.1890/0012-9658(2003)084[0242:cbotad]2.0.co;2

649 Pelissier R, Dray S, Sabatier D (2002) Within-plot relationships between tree species
 650 occurrences and hydrological soil constraints: an example in French Guiana investigated
 651 through canonical correlation analysis *Plant Ecol* 162:143-156
 652 Phillips OL et al. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale
 653 approach *J Ecol* 91:757-775
 654 Quesada C, Lloyd J, Anderson L, Fyllas N, Schwarz M, Czimczik C (2011) Soils of Amazonia with
 655 particular reference to the RAINFOR sites *Biogeosciences* 8
 656 R Development Core Team (2009) R : A language and environment for statistical computing.
 657 Vienna, Austria
 658 Rejou-Mechain M et al. (2011) Detecting large-scale diversity patterns in tropical trees: Can we
 659 trust commercial forest inventories? *For Ecol Manag* 261:187-194
 660 doi:10.1016/j.foreco.2010.10.003
 661 Réjou-Méchain M et al. (2014) Local spatial structure of forest biomass and its consequences for
 662 remote sensing of carbon stocks *Biogeosciences Discussions* 11:5711-5742
 663 Rejou-Mechain M, Pelissier R, Gourlet-Fleury S, Couteron P, Nasi R, Thompson JD (2008)
 664 Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African
 665 Republic: an assessment based on inventories by forest companies *J Trop Ecol* 24:663-
 666 674 doi:10.1017/s0266467408005506
 667 Sabatier D, Grimaldi M, Prevost MF, Guillaume J, Godron M, Dosso M, Curmi P (1997) The
 668 influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a
 669 Guianan rain forest *Plant Ecol* 131:81-108 doi:10.1023/a:1009775025850
 670 Sanchez PA (1976) Properties and management of soils in the tropics.
 671 Sist P et al. (2015) The Tropical managed Forests Observatory: a research network addressing
 672 the future of tropical logged forests *Appl Veg Sci* 18:171-174
 673 Sollins P (1998) Factors influencing species composition in tropical lowland rain forest: Does
 674 soil matter? *Ecology* 79:23-30

675 Sombroek W (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity *Acta*
 676 *Amazonica* 30:81-100
 677 Stropp J, Van der Sleen P, Assunção PA, da Silva AL, ter Steege H (2011) Tree communities of
 678 white-sand and terra-firme forests of the upper Rio Negro *Acta Amazonica* 41:521-544
 679 ter Steege H, ATDN, RAINFOR (2010) Contribution of current and historical processes to
 680 patterns of tree diversity and composition of the Amazon. In: Hoorn C, Vonhof H,
 681 Wesselingh F (eds) *Amazonia, landscape and species evolution: A look into the past* pp
 682 349-359
 683 ter Steege H, Jetten V, Polak M, Werger M (1993) Tropical rain forest types and soils of a
 684 watershed in Guyana, South America. In: *Patterns in Tropical Rain Forest in Guyana.*
 685 *Stichting Tropenbos*, Wageningen, pp 47-71
 686 Thomas MF (2012) Geodiversity and Landscape Sensitivity: A Geomorphological Perspective
 687 *Scottish Geographical Journal* 128:195-210 doi:10.1080/14702541.2012.725863
 688 Torrent J, Schwertmann U, Fechter H, Alferez F (1983) QUANTITATIVE RELATIONSHIPS
 689 BETWEEN SOIL COLOR AND HEMATITE CONTENT *Soil Sci* 136:354-358
 690 Tuomisto H, Ruokolainen K, Yli-Halla M (2003) Dispersal, Environment, and Floristic Variation
 691 of Western Amazonian Forests *Science* 10 241-244 doi:DOI:10.1126/science.1078037
 692 Vleminckx J, Drouet T, Amani C, Lisingo J, Lejoly J, Hardy OJ (2015) Impact of fine-scale edaphic
 693 heterogeneity on tree species assembly in a central African rainforest *J Veg Sci* 26:134-
 694 144
 695 Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and
 696 conservation biology *Annual review of ecology, evolution, and systematics*:519-539
 697 Wills SA, Burras CL, Sandor JA (2007) Prediction of soil organic carbon content using field and
 698 laboratory measurements of soil color *Soil Sci Soc Am J* 71:380-388
 699 Wittmann F, Householder E, Piedade MT, de Assis RL, Schöngart J, Parolin P, Junk WJ (2013)
 700 Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water
 701 floodplain trees *Ecography* 36:690-707

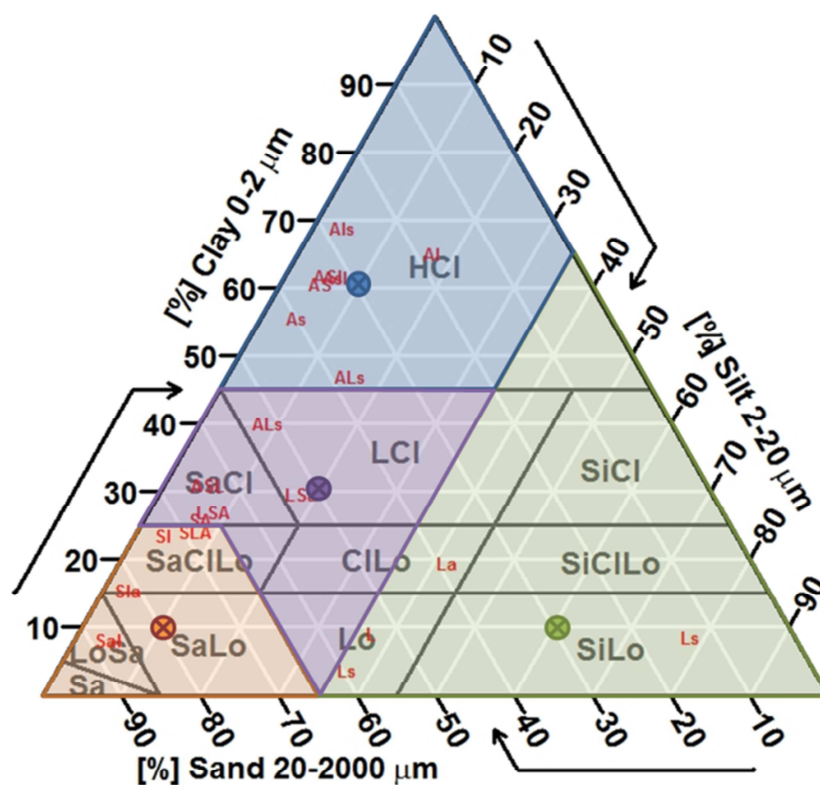
Texture triangle: ISSS

Figure SI 1: Relation between texture manually appreciated on the field and particle-sizes distribution analyzed on 20 specimens - Texture is coded using 3 letters corresponding to the 3 particle-sizes classes ordered in function of their dominance (A for Clay, L for Silt and S for sand – in red). The 18 classes have been then clustered in 4 simplified classes and recoded for each particle-sizes fraction using the mean position in the triangle (marked by the colored points)

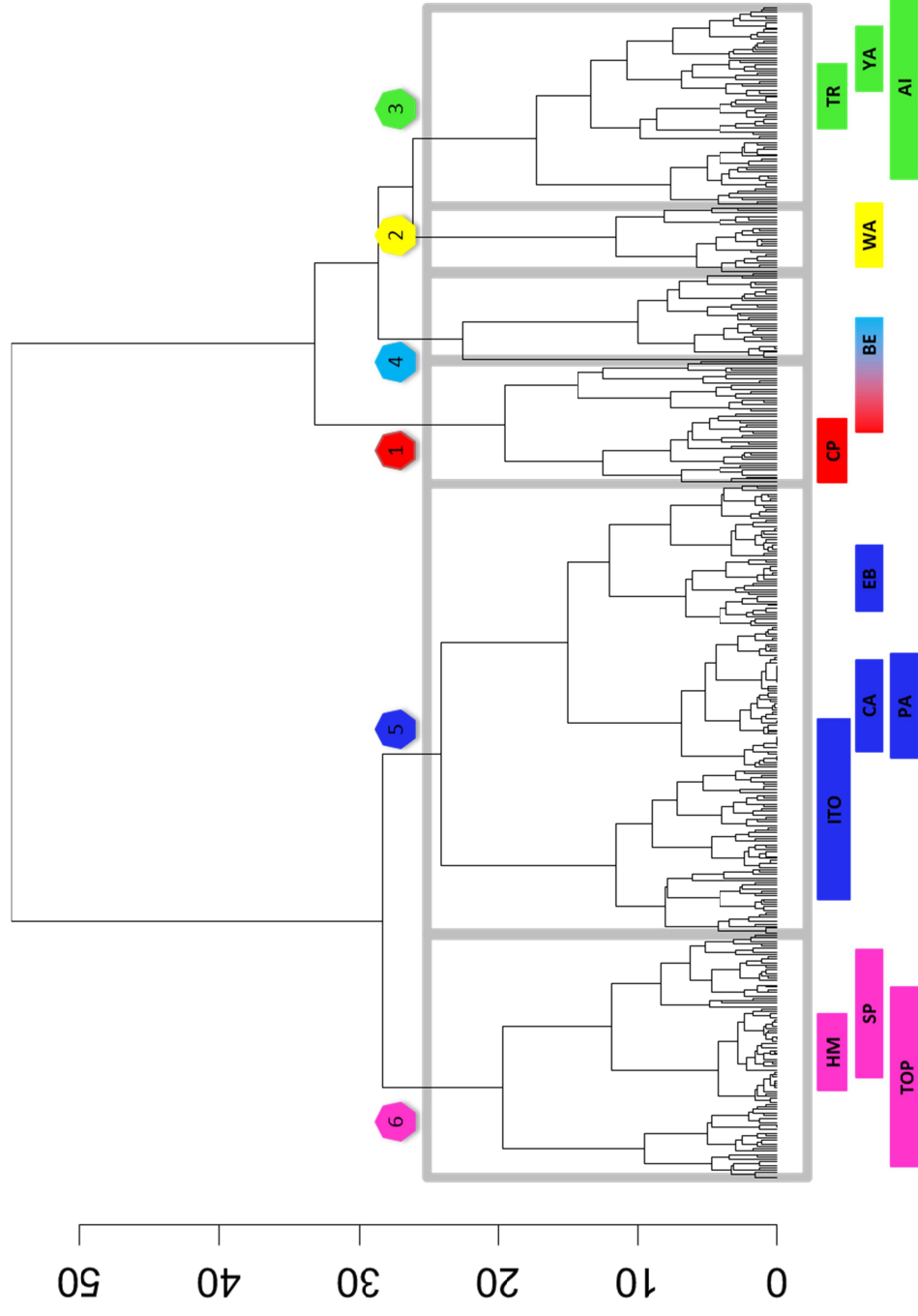


Figure S12: Classification Tree obtained after PCA on the soil cores description and Hierarchical clustering (ward method) – Tree is cutted in order to provide 6 clusters – representative composites samples are replaced on the tree (boxes indicated the extreme position of the different soil cores that compose each composite).

Table S14: Results of anova-like test for drainage and soil types. Only taxa with significant p-value ($p < 0.05$) are included. Signs symbolize the results of HSD comparison tests. + indicates a significant higher abundance ; - indicates a significant lower abundance ; coma indicate a non-significant tendency according to HSD tests.

ID	Taxa	Frequency	HS	Dhs	Uhs	DLS	Alt	DVL	w7	w1	w0	w4	w3	w2	w6	w5
Abar_spp_	<i>Abarema spp.</i>	0,34%	(+)													
Atta_mari	<i>Attalea maripa (Aubl.) Mart.</i>	0,13%														(-)
Bali_pedi	<i>Balizia pedicellaris (DC.) Barnaby & J.W.Grimes</i>	0,22%		+	+								+	+		
Boco_prou	<i>Bocoa prouacensis Aubl.</i>	0,96%		(+)						+			(+)		(+)	
Cara_spp_	<i>Carapa spp.</i>	1,23%	(+)													(-)
Carai_spp_	<i>Caraipa spp.</i>	0,08%							+							
Case_spp_	<i>Casearia spp.</i>	0,02%							+							
Cato_spp_	<i>Catostemma spp.</i>	0,22%				+			+							
Chim_spp_	<i>Chimarrhis spp.</i>	0,47%											(-)			
Coum_guia	<i>Couma guianensis Aubl.</i>	0,30%			+											
Dico_guia	<i>Dicorynia guianensis Amshoff</i>	3,27%						(+)								
Dios_spp_	<i>Diospyros spp.</i>	0,38%						+								
Eccl_spp_	<i>Ecclinusa spp.</i>	1,00%			+								+	+		
Elva_spp_	<i>Elvasia spp.</i>	0,02%	(+)													
Eper_falc	<i>Eperua falcata Aubl.</i>	5,29%						(-)								
Eper_gran	<i>Eperua grandiflora (Aubl.) Benth.</i>	0,49%				+			+	+						
Esch_spp_	<i>Eschweilera spp.</i>	6,19%						(-)		+						
Geis_spp_	<i>Geissospermum spp.</i>	0,91%						+								
Gust_spp_	<i>Gustavia spp.</i>	0,17%			+											
Hima_spp_	<i>Himatanthus spp.</i>	0,13%							+							
Humi_subc	<i>Humiriastrum subcrenatum (Benth.) Cuatrec.</i>	0,14%		(+)						+						
ind_Com	<i>Combretaceae ind.</i>	0,24%							+							
ind_Hum	<i>Humiriaceae ind.</i>	0,26%												+		
ind_Lau	<i>Lauraceae ind.</i>	1,93%						+							+	+
ind_Sap	<i>Sapotaceae ind.</i>	2,45%				+				+						

ID	Taxa	Frequency	HS	Dhs	Uhs	DLS	Alt	DVL	w7	w1	w0	w4	w3	w2	w6	w5
Tach_spp_	<i>Tachigali</i> spp.	0,32%			+									+		
Tetr_spp_	<i>Tetragastris</i> spp.	2,52%											+	(+)	(+)	
Tovo_spp_	<i>Tovomita</i> spp.	0,41%											+	+		
Viro_kwat	<i>Virola kwatae</i> Sabatier	0,25%							+							
Viro_mich	<i>Virola michelii</i> Heckel	0,84%						(+)								
Viro_suri	<i>Virola surinamensis</i> (Rol. ex Rottb.) Warb.	0,21%	+							+						
Vite_spp_	<i>Vitex</i> spp.	0,04%						(-)								
Voch_guia	<i>Vochysia guianensis</i> Aubl.	0,10%			+											
Voch_tome	<i>Vochysia tomentosa</i> (G.Mey.) DC.	0,44%			+											
Voua_amer	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	1,29%						+								

708

709

710

711

712

713

Table S14: Results of laboratory analyses for soil pits

Horizon	Prof. cm	Color			Grindometry g. kg ⁻¹			pH water	pH KCl	ΔpH	C g/kg	N g/kg	C:N	P Bray2 mg/kg	Ca exch cmolc.kg ⁻¹	Mg exch cmolc.kg ⁻¹	K exch cmolc.kg ⁻¹	Na exch cmolc.kg ⁻¹	ΣB cmolc.kg ⁻¹	CEC cmolc.kg ⁻¹	CEC / Clay cmolc.kg ⁻¹	TS %			
1	5	10YR	4	3	nd	330	23	3	103	541	4.2	3.8	-0.4	21.2	1.4	15	5.9	0.2	0.1	0.1	0.4	3.3	9.9	13	
2	25	10YR	4	3	-	391	34	7	130	434	4.8	4.2	-0.6	15.2	0.9	18	2.2	0	0	0	0.2	6.5	16.7	3	
3	55	10YR	5	6	-	469	14	0	87	430	4.6	4.2	-0.4	6.7	0.5	14	1.1	0	0	0	0.2	6.9	14.8	2	
4	100	7.5YR	5	6	3.60	576	15	2	75	332	4.6	4.3	-0.4	5.2	0.4	14	0.9	0	0	0	0.2	3.8	6.7	5	
5	140	7.5YR	6	6	3.00	585	10	2	57	345	4.7	4.4	-0.4	5.7	0.4	15	0.9	0	0	0	0.4	7	10		
1	5	10YR	5	3	-	310	39	9	84	558	4.4	3.9	-0.5	24.4	1.5	16	5.3	0.1	0.1	0.1	0.6	3.9	12.6	14	
2	25	10YR	5	4	-	416	77	22	109	376	4.8	4.1	-0.6	15.4	1	15	1.8	0.1	0.1	0.1	0.4	7.6	18.3	6	
3	65	7.5YR	5	6	3.60	578	44	9	79	291	4.9	4.3	-0.6	6.6	0.5	14	0.7	0	0.1	0.1	0.4	6.6	11.4	7	
4	105	5YR	5	6	7.20	582	72	10	63	274	5.4	4.9	-0.5	4.1	0.3	14	0.5	0.4	0.5	0.1	0.1	4.9	8.4	21	
5	130	5YR	5	6	7.20	577	103	9	44	267	5.8	5.3	-0.5	3.5	0.2	14	0.4	0.7	0.5	0.1	0.1	1.3	4.1	7.1	
1	5	10YR	3	4	-	214	25	10	96	655	4.1	3.6	-0.6	22.6	1.4	16	2.6	0.2	0.1	0.1	0.6	5.9	27.4	11	
2	15	10YR	4	6	-	246	30	15	109	600	4.9	4.3	-0.6	10.3	0.8	14	2.4	0.1	0.1	0	0.2	3.4	13.6	6	
3	30	7.5YR	4	6	4.50	287	28	32	126	546	4.7	4.3	-0.4	7.5	0.5	14	2.1	0	0	0	0.1	2.6	9.6	5	
4	50	7.5YR	5	6	3.60	338	35	16	109	503	4.6	4.2	-0.4	6.8	0.5	14	1.5	0	0	0	0.2	3.6	10.7	4	
5	90	5YR	4	6	9.00	407	84	23	102	383	4.6	4.3	-0.3	3.9	0.3	15	1.3	0	0	0	0.1	2.8	7	4	
6	140	2.5YR	4	6	13.50	345	186	48	90	331	4.7	4.4	-0.2	2.7	0.1	16	1	0	0	0	0.1	2.8	7	4	
1	5	10YR	4	4	-	328	34	21	175	442	4.4	3.9	-0.6	27.7	2	14	nd	0.1	0.2	0.1	0.1	0.5	7.3	9.6	4
2	15	10YR	5	5	-	406	31	20	178	365	4.9	4.1	-0.8	15.8	1.2	13	nd	0.1	0.1	0.1	0	0.3	5.1	12.5	6
3	25	10YR	5	6	-	450	38	18	191	303	5.1	4.2	-0.9	12.2	0.9	14	nd	0.1	0.1	0	0	0.4	4.3	9.6	9
3	40	7.5YR	5	6	3.60	487	30	15	174	293	5.1	4.3	-0.9	7.1	0.6	13	nd	0.1	0.1	0	0.3	3.5	7.1	10	
4	75	5YR	5	6	7.20	534	18	18	151	280	5.1	4.3	-0.8	5.5	0.4	13	nd	0.1	0.1	0	0.2	3	5.6	8	
5	120	5YR	5	7	8.40	528	20	23	155	274	5.2	4.6	-0.6	3.9	0.3	13	nd	0	0	0	0.1	2.9	5.5	4	
1	0-5	10YR	4	4	-	295	65	26	155	459	4.6	4.1	-0.5	21.4	1.6	13	14	0.1	0.1	0.1	0.1	0.4	6.4	21.5	5
2	5-10	10YR	5	4	-	331	115	34	139	380	4.7	4.2	-0.5	15	1.2	13	1	0.1	0.1	0.1	0	0.3	6	18	4
3	20	7.5YR	5	6	3.60	411	110	33	128	318	4.7	4.3	-0.4	10.9	0.9	12	0.7	0.1	0.1	0	0.3	5.6	13.7	4	
4	50	5YR	5	6	7.20	485	59	29	105	323	4.9	4.3	-0.6	7.8	0.6	13	0.7	0.1	0	0	0.2	4.9	10.1	5	
5	80	5YR	5	8	9.60	461	62	27	117	332	5.3	4.5	-0.8	4.1	0.2	14	11	0	0	0	0.2	4.4	9.5	5	
6	120	2.5YR	4	8	18.00	141	74	62	138	586	5	4.7	-0.3	1.7	0.2	12	0.6	0.1	0	0	0	3.1	21.8	5	
1	5	10YR	4	4	-	620	244	29	28	79	4.6	4	-0.7	47.3	3.4	14	0.8	0.2	0.3	0.1	0.1	0.6	14.2	22.8	4
2	20	10YR	4	6	-	843	78	19	19	41	4.7	4.2	-0.5	25.9	1.8	14	0.3	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	9.1	10.8	3
3	60	10YR	4	6	-	793	107	40	17	42	5	4.8	-0.1	9.5	0.7	14	0.5	0	0.1	0	0	0.1	5.1	6.4	2
4	110	7.5YR	4	6	4.50	585	142	89	36	148	4.6	5.1	0.5	9	0.6	14	0.3	0	0	0	0.1	4.6	7.9	2	
5	155	5YR	4	6	9.00	313	69	127	297	193	5	5.8	0.8	6.6	0.4	15	0.3	0.1	0	0	0.1	2.6	8.3	5	
1	5	10YR	4	4	-	622	48	0	44	287	4.6	3.9	-0.7	37.1	2.7	14	12	0.1	0.2	0.1	0.1	0.5	9.6	15.5	5
2	10	10YR	5	6	-	686	64	0	35	217	4.5	4.1	-0.4	21.4	1.7	13	0.9	0	0.1	0.1	0.2	7.3	10.6	3	
3	25	10YR	5	8	-	721	69	0	32	179	4.8	4.3	-0.5	13.1	1	13	0.8	0	0	0	0.1	5.9	8.2	2	
4	45	7.5YR	5	8	4.80	760	48	0	26	168	4.8	4.4	-0.4	8.7	0.7	13	0.7	0	0	0	0.1	5	6.5	3	
5	70	7.5YR	5	8	4.80	807	28	0	26	146	5	4.7	-0.3	5.2	0.4	12	0.7	0	0	0	0.2	4	4.9	4	
5	90	5YR	5	8	9.60	802	20	13	20	145	5	4.8	-0.2	4.5	0.4	12	0.7	0	0	0	0.2	3.6	4.5	4	
5	120	5YR	5	8	9.60	825	11	2	19	144	5	4.8	-0.2	4.6	0.4	13	0.6	0	0	0	0.2	4.2	5.1	4	
1	5	10YR	4	4	-	664	178	18	53	86	4.3	3.9	-0.3	6.2	4.2	15	0.4	0.2	0.3	0.2	0.1	0.7	4.8	7.3	15
2	25	10YR	5	6	-	787	83	8	51	71	4.5	4.2	-0.3	31.6	2.2	14	0.2	0.1	0.1	0.1	0.3	19.2	24.4	2	
3	50	7.5YR	5	6	3.60	841	50	20	38	51	4.9	4.4	-0.4	17.9	1.3	14	0.1	0.2	0.1	0.1	0.4	13.4	15.9	3	
4	80	7.5YR	5	8	4.80	847	69	13	37	34	5	4.8	-0.2	11.4	0.8	14	0.1	0.1	0.1	0	0.2	9.7	11.5	2	
5	115	7.5YR	5	8	4.80	701	169	44	33	53	5.2	5.5	0.2	7.4	0.5	15	0.9	0.1	0	0	0.2	6.7	9.5	3	
6	155	5YR	5	8	9.60	661	147	16	39	136	5.1	5.6	0.6	6	0.4	17	0.9	0.1	0	0	0.1	5.4	8.2	2	
1	0-5	7.5YR	4	6	4.50	655	91	19	33	202	4.8	4.3	-0.5	37.5	3.4	11	1.3	1.5	0.6	0.1	0.1	2.3	10.5	16	22
2	10	7.5YR	5	6	3.60	525	264	39	28	144	4.9	4.5	-0.4	21.6	2	11	0.9	0.2	0.3	0.1	0.1	0.6	8.3	15.8	7
3	30	7.5YR	5	8	4.80	789	89	10	19	93	5.1	5.1	0.1	10.2	1	10	0.9	0.1	0.3	0	0.1	0.5	6.2	7.9	8
4	80	7.5YR	5	8	4.80	823	57	14	16	90	5	5.6	0.5	4.5	0.5	9	0.8	0.1	0.2	0.1	0	0.4	4.3	5.2	9
5	140	7.5YR	5	8	4.80	772	91	26	28	84	5.1	5.8	0.7	2.5	0.3	9	1.3	0.1	0.3	0.1	0	0.5	4.2	5.4	12
1	5	10YR	5	4	-	561	48	20	77	295	4.4	3.8	-0.6	41.6	2.7	15	1.6	0.1	0.3	0.1	0.1	0.6	9.6	12.1	6
2	10	10YR	5	6	-	598	43	12	68	278	4.6	4.2	-0.5	24	1.7	14	1.1	0	0.1	0.1	0.1	0.3	7.4	12.4	3
3	25	10YR	6	6	-	663	44	15	56	222	4.8	4.2	-0.6	8.1	0.7	12	1	0	0.1	0	0.1	0.2	6.2	9.4	3
4	80	7.5YR	6	8	4.00	795	25	8	39	133	4.8	4.3	-0.4	12.9	0.9	15	1	0	0	0	0	0.1	5.8	7.3	2
5	135	5YR	6	8	8.00	824	37	7	25	107	4.7	4.5	-0.2	6.1	0.5	12	0.9	0	0	0	0.1	4.8	5.8	2	
1	5	10YR	3.5	2	-	686	60	12	83	159	4.8	3.7	-1.1	31.9	99.2	6.8	15	0.7	0.8	0.3	0.1	1.8	30.8	44.8	6
1	15	10YR	5	4	-	792	64	79	17	60	181	5	4.2	-0.8	21.5	45.5	3.1	15	0.1	0.1	0	0.4	16.9	25.4	3
2	40	7.5YR	5	8	4.80	804	53	1	48	94	4.9	4.7	-0.2	18.1	24.3	1.5	16	0.1	0.1	0	0	0.2	10.7	13.2	2
3	60	10YR	6	8	-	269	816	51	13	43	76	5.1	4.9	-0.2	19.2	17.1	1	16	0.1	0	0	0.2	10	12.3	2
3	90	10YR	6	8	-	352	772	92	26	34	75	5.5	5.4	-0.1	19.3	14	0.8	18	0.1	0.1	0	0.3	7.3	9.4	3
1	0-5	10YR	4	6	-	727	85	1	59	128	4.4	3.8	-0.6	21	49.5	3.7	13	0.2	0.3	0.2	0.1	0.7	2.1	28.9	3
2	15	10YR	5	8	-	183	761	65	3	55	116	4.7	4.1	-0.5	16.4	33</									

5	130	5VR	5	6	7,20	407	702	138	10	34	115	5	5,5	0,5	15,3	7,4	0,4	21	0,1	0	0	0	0	0,2	4,7	6,7	3
1	5	10VR	4	3	-	7	125	48	94	404	379	4,4	3	-1,4	23	1,4	17	1,8	0,3	0,2	0,1	0	0,2	5	39,6	14	
2	20	10VR	5	4	-	98	124	57	85	357	377	4,9	4,3	-0,6	5,7	0,4	14	1,3	0,1	0	0	0	0,2	2,1	16,7	9	
4	60	2,5VR	5	6	10,80	9	154	243	89	248	267	5,2	4,8	-0,4	4,2	0,2	29	0,2	0,2	0	0	0	0,2	0,7	4,3	29	
5	100	10R	5	8	19,20	4	39	279	163	255	264	5,2	4,5	-0,8	0,5	0	59	1,7	0,2	0	0	0	0,2	2,2	57,1	8	
1	5	10VR	5	6	-	nd	257	31	26	330	356	4,7	4,1	-0,7	19,9	1,4	14	nd	0,1	0,2	0	0	0,6	4,4	17,2	13	
2	15	10VR	5	4	-	nd	281	36	29	332	372	5	4,2	-0,9	11,7	0,7	16	nd	0,1	0,2	0	0	0,5	3,5	12,4	13	
4	30	10VR	5	8	-	nd	290	38	28	298	346	5,4	4,4	-1,1	9,4	0,6	15	nd	0,1	0,1	0	0	0,4	2,7	9,3	15	
6	55	7,5VR	5	6	3,60	nd	369	71	31	246	284	5,6	4,9	-0,6	6,5	0,5	15	nd	0,1	0,1	0	0	0,3	3,5	9,5	10	
7	80	2,5VR	4	6	13,50	nd	416	124	48	248	5,2	4,9	4,9	-0,3	4,7	0,3	14	nd	0,1	0,1	0	0	0,3	2,5	6	13	
8	140	10R	3,5	6	20,57	nd	472	200	82	141	305	5,5	4,3	-1,2	2,3	0,1	19	nd	0,1	0,2	0	0	0,5	2,4	8,8	19	
1	5	7,5VR	4	2	1,50	nd	147	45	42	371	395	4,2	3,6	-0,6	24,4	1,6	15	nd	0,2	0,3	0,1	0	0,6	6,7	45,9	8	
2	10	7,5VR	5	3	1,80	nd	132	34	31	325	478	5	3,9	-1,1	18,7	1,3	15	nd	0,3	0,2	0	0	0,6	5,3	40	11	
3	25	10VR	5	6	nd	nd	209	43	36	305	406	4,8	4,3	-0,5	8	0,6	14	nd	0	0,1	0	0	0,2	4,2	20	4	
4	45	7,5VR	5	8	4,80	nd	273	58	35	286	347	5	4,4	-0,6	4,1	0,3	15	nd	0	0,1	0	0	0,1	3,6	13	4	
5	65	2,5VR	5	8	14,40	nd	319	151	44	186	300	5	4,5	-0,6	2,5	0,1	17	nd	0	0,1	0	0	0,1	4,2	13	3	
1	5	130	2,5VR	4	6	13,50	nd	173	207	63	160	396	5,2	4,3	-0,9	1,1	0,1	20	0,1	0	0	0	0,1	3,3	19,1	4	
1	5	10VR	3	3	-	nd	126	34	29	318	493	4,8	3,7	-1,1	7,9	29,6	1,9	16	0,3	0,5	0,1	0,1	0,9	6	47,9	15	
2	15	10VR	4	4	-	nd	117	36	34	368	445	4,8	4,1	-0,7	4	9	0,7	13	0,4	0,1	0	0	0,2	2,6	22,1	7	
3	30	10VR	5	8	-	nd	170	33	33	310	453	5,2	4,3	-1	4	4,4	0,3	14	0	0,1	0	0	0,1	3,2	18,7	4	
4	55	7,5VR	6	8	4,00	nd	313	150	43	226	268	5	4,2	-0,8	6,9	4,4	0,3	16	0	0,1	0	0	0,1	4,2	13,5	3	
Sjaune	85	10VR	3	4	-	nd	286	229	47	185	253	5	4,1	-0,9	7,9	2,3	0,2	14	0	0	0	0	0,1	4	14,1	2	
Ssapro	110	10R	4	8	24,00	nd	162	225	81	186	346	4,9	4,2	-0,7	7,3	1,6	0,1	26	0,1	0	0	0	0,2	2,9	18,1	4	
Sblanc	130	2,5Y	8	3	- 1,13	nd	199	256	47	172	326	4,8	4	-0,8	7,5	1,1	0,1	16	0	0,1	0	0	0,1	3,3	16,7	7	
1	5	2,5Y	4	4	- 3,00	484	280	36	4	115	564	4,6	4,1	-0,5	21,6	1,6	13	0,8	0,2	0,3	0,1	0,1	0,6	5,7	20,3	10	
2	35	2,5Y	5	4	- 2,40	484	310	52	5	90	543	5	4,7	-0,4	8,7	0,7	13	0,4	0,1	0,1	0	0	0,2	2,9	9,3	7	
3	60	10VR	4	6	-	23	447	74	16	74	388	5,2	5,4	0,2	5,6	0,3	17	0,4	0,1	0,1	0	0,1	0,2	2,7	6,1	8	
4	110	10VR	5	6	-	257	376	153	30	69	372	5,2	5,5	0,3	2,6	0,1	22	0,4	0,2	0	0	0	0,2	2	5,4	9	
1	5	2,5Y	3	3	- 3,00	212	149	9	10	82	750	4,2	3,8	-0,5	27,8	1,7	16	1,8	0,3	0,3	0,1	0,1	0,8	7,1	47,5	11	
2	25	2,5Y	4	4	- 3,00	561	227	48	19	180	525	4,8	4,3	-0,4	11,1	0,8	14	0,8	0,2	0,1	0	0	0,3	3,5	15,5	8	
3	75	10VR	5	4	- 75	470	315	34	18	162	472	4,9	4,6	-0,4	4,6	0,4	13	0,6	0,1	0	0	0	0,2	3	9,5	6	
4	130	7,5VR	5	6	3,60	747	388	44	26	161	382	5,2	4,7	-0,4	3,3	0,2	15	0,6	0,1	0	0	0	0,2	2,2	5,8	9	
1	5	10VR	3	3	0	569	243	14	45	4	129	4	3,6	-0,3	52,1	4,5	12	nd	0,2	0,7	0,1	0,1	1,1	13,5	23,8	8	
2	10	2,5Y	6	4	- 2,00	579	596	228	16	42	118	4,3	3,9	-0,3	28,3	2,6	11	nd	0,1	0,2	0,1	0,1	0,5	9,3	15,7	5	
3	40	2,5Y	7	4	- 1,71	87	377	551	18	20	34	4,9	4,2	-0,7	5,2	0,7	8	nd	0	0,1	0	0	0,1	3	8	4	
4	70	2,5Y	8	4	- 1,50	56	105	830	37	14	14	5	4,2	-0,8	0,6	0,2	3	nd	0,1	0	0	0	0,1	1,6	14,9	9	
5	130	2,5Y	8	2	- 0,75	0	74	881	32	12	1	5	4,1	-0,8	0,2	0	13	nd	0	0,1	0	0	0,1	1,9	25	6	
1	5	110	2,5Y	5	0	85	210	17	43	644	4,7	4,5	-0,3	0,9	0,1	11	nd	0	0	0	0	0,1	0,7	8,1	9		
2	15	10VR	3	1	-	nd	61	10	0	36	893	4,4	2,9	-1,5	89,4	4,4	21	3,3	1,9	1,1	0,2	0,1	3,2	16,1	265,9	20	
2	15	10VR	5	2	-	nd	24	8	3	77	888	4,3	3	-1,3	15,8	0,8	20	1,2	0,1	0,1	0	0	0,3	2,9	118,7	9	
3	30	10VR	7	2	-	nd	21	7	7	175	790	4,7	3,4	-1,4	2,3	0,1	16	1	0	0	0	0	0,1	1,1	53,2	8	
4	70	10VR	8	2	-	nd	19	3	0	128	850	5,5	4,3	-1,2	0,2	0	6	0,9	0	0	0	0	0,1	0,4	18,8	17	
5	110	10VR	8	1	-	nd	21	3	8	182	787	5,7	4,4	-1,4	0,1	0	nd	1	0	0	0	0	0,1	0,2	7,2	45	
5	150	10VR	8	1	-	nd	0	0	32	191	777	5,7	4,9	-0,9	0,1	0	nd	0,7	0	0	0	0	0,1	0,5	nd	12	
1	5	7,5VR	3	2	2,00	nd	106	21	29	339	505	4,8	3,8	-1	7,8	30	2,1	14	0,4	0,6	0,1	0,1	1,2	2,6	24,7	44	
2	15	2,5Y	4	4	- 3,00	nd	95	31	23	369	483	4,9	4,2	-0,7	3,2	1,8	0,1	14	0	0,1	0	0	0,2	3,2	33,6	6	
3	30	2,5Y	6	3	- 1,50	nd	121	43	28	343	466	5	4,3	-0,6	2,5	2,7	0,2	12	0	0	0	0	0,1	2,8	23,3	3	
4	60	2,5Y	6	3	- 1,50	nd	174	98	45	240	441	4,9	4,2	-0,8	4,2	2,5	0,2	15	0	0,1	0	0	0,1	8	46,1	1	
5	100	10Y	8	1	- 1,50	nd	116	153	59	159	512	4,8	4,1	-0,8	4,7	0,8	0,1	14	0	0,1	0	0	0,1	6,8	59	2	
1	1	5	7,5VR	5	2	1,20	7	48	31	347	504	4,5	3,2	-1,3	17,2	0,9	19	2,7	0,2	0,3	0,1	0,1	0,6	4,2	88,8	14	
2	25	10VR	8	2	-	10	1	36	122	335	507	5,2	3,6	-1,7	3,6	0,3	14	1,6	0,1	0	0	0	0,2	0,5	600	35	
2	65	10VR	8	2	-	274	1	27	68	320	585	4,8	4,3	-0,5	0,2	0	29	1,5	0,1	0	0	0	0,1	0,2	153,8	70	
3	70	10VR	4	4	-	88	21	33	79	372	496	4,8	4,1	-0,7	3,1	0,1	22	0,7	0,2	0	0	0	0,2	1,2	59,5	19	
4	85	10VR	6	6	-	138	15	26	61	308	589	5,1	4,6	-0,6	1,5	0,1	32	0,5	0,1	0	0	0	0,2	0,7	47	24	
1	5	10VR	4	3	-	0	185	40	23	158	594	4,4	4,1	-0,3	20,6	1,4	15	2,4	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4	3,7	4,4	9,9	
2	25	10VR	5	2	-	0	157	31	42	143	628	4,5	4,2	-0,3	11,5	0,9	14	2,2	0,1	0,1	0	0	0,3	6,5	7,1	12,1	
3	60	7,5VR	5	8	4,80	461	283	51	24	192	450	4,3	4,2	-0,1	4,5	0,4	13	1	0,1	0	0	0	0,1	6,9	7,3	5,2	
4	85	7,5VR	5	8	4,80	0	340	89	28	127	416	4,9	4,7	-0,2	2,5	0,2	13	1,2	0,2	0	0	0	0,2	3,8	3,9	6,9	
5	130	2,5VR	4	8	18,00	0	252	242	83	119	304	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	
1	10	10VR	4	4	-	0	107	24	19	172	678	4,2	3,9	-0,3	11,7	0,8	15	3,4	0,1	0,1	0	0	0,3	2,9	27,1	11,1	
2	30	10VR	4	4	-	0	108	25	12	134	721	4,3	4,2	-0,1	3,9	0,3	12	1,6	0,1	0	0	0	0,1	1,5	13,4	8,8	
3	55	10VR	5	8	-	0	167	21	17	154	642	4,4	4,2	-0,2	1,9	0,2											

Annexes

Annexe E : Chapitre III-3

Guitet S, Freycon V, Ferry B, Brunaux O, Sabatier D, Couteron P (in prep). Using geomorphological descriptors at the regional scale improves precision of soil distribution models under tropical rainforest. Revue visée *Geoderma*

Geomorphological descriptors at the regional scale provide efficient predictors for soils mapping in tropical forest areas

Stéphane Guitet^{12*}, Vincent Freycon³, Bruno Ferry⁴, Olivier Brunaux², Mathilde Desprez⁵, Jérôme LeFol⁵, Dominique Paget, Pierre Couteron¹

1 IRD, UMR Amap, TA A51/PS2, 34398 Montpellier cedex 5, France

2 ONF, R&D, Réserve de Montabo, BP7002, 97307 Cayenne cedex, Guyane Française

3 CIRAD, UR BSEF Campus de Baillarguet TA C37, 34398 Montpellier cedex 5, France

4 AgroParisTech, ENGREF-Nancy, UMR 1092, F-54000 Nancy, France

5 CIRAD, UMR EcoFoG, Campus agronomique, BP 316, 97310 Kourou, Guyane Française

* Corresponding author: stephane.guitet@cirad.fr

Abstract

Modeling soils distribution is a key-issue in order to manage ecosystem services, however, precision of global maps is uncertain particularly for important properties that drive soil organic carbon stocks. We hypothesized that integrating richest multi-scale geomorphological information may efficiently improve soil distribution models.

To test this hypothesis we used 37 complete soil profiles, 421 soil cores and 3,132 ground indices spread over the French Guiana. Introducing various geomorphological variables derived from SRTM-30m at three different scales, we developed soil distribution models based on RandomForest and Conditionnal Trees, in order to highlight at which scales these variables were the most relevant. We then evaluated the performance of global maps by comparison with our models and field measurement using Kappa indices and regression tests.

Geomorphological variables at the landscape scale provided good proxy for soil forming factors in tropical context. They proved to be the most effective to model soil units and provided soil type maps that were consistent with soil-systems previously described in the region. Global soil maps showed very bad agreement with field measurements and the new soil maps. Especially, soil organic carbon stock were half than estimated by SoilGrid1km on French Guiana. Developing and integrating such new geomorphological variables would surely improve the global model accuracy for tropical areas.

Key-words: Soil Distribution Modeling, Geomorphology, Rainforest, Conditionnal trees, Random Forest, Soil Organic Carbon, Carbon stock

1. Introduction

Modeling soils distribution at the global scale is a key-issue in order to evaluate and manage global ecosystem services depending on soils properties, like food production or climate regulation (Sanchez et al. 2009). For example mapping soil organic carbon stock (SOC) provides information to address issues related to carbon mitigation and global climate regulation. WRB soil groups, and more generally soil taxonomic units, generally constitute the basis of these soil maps because they can be used to estimate the soil properties in the absence of laboratory-measured soil (Minasny and McBratney 2007). The recent SoilGrids1km project proposed major advances in providing global scale information on various soil properties at 1km resolution (Hengl et al. 2014). Unfortunately, this map is still imprecise, particularly for WRB soil groups and for properties that drive SOC like Clay content, Soil organic carbon content (i.e. less than 30% of variance explained). Among the main limitations that cause the low performance of the predictions, the authors cited « the poor relationship between covariates [environmental] and dependant variables [soil] ».

To produce SoilGrids1km, Hengl et al. (2014) selected covariates to represent the CLORPT model expressed as $S=f(CL,O,R,P,T)$ where S stands for soil, CL for climate, O for organisms, R is

relief, P is nature of parent material, and T is age of parental material (Jenny 1994). The dominance of the relief in soil predictive models has been outlined in several studies (Thompson (Bishop et al. 2006; McBratney et al. 2003; Thompson et al. 2001). For example, Mc Bratney et al. (2003) found that relief was the key predicting factor in 80% of digital soil mapping studies. In SoilGrid1km the relief is mainly described at the pixel scale from SRTM-DEM-derived geomorphometric variables. Geomorphological variables are generally used to describe relief at more various scales and are considered as effective predictors of soils because they allow integrating together the effects of relief, parent material, time and past climate on soil genesis (McFadden and Knuepfer 1990). In SoilGrid1km, the geomorphological approach is reduced to one variable (i.e. L3POBI3 from (Drăguț and Eisank 2012)) produced at the global scale which is very simplistic (8 types for the entire globe). In geomorphology and pedology, the scale is a central issue (Bishop et al. 2012; Cavazzi et al. 2013): depending on terrain complexity and processes, predictive performance of geomorphological co-variables for soil modeling can be better at fine scale, coarse scale or invariant. Since the distribution of soil is scale-dependent, working better at different scales and producing landscape-scale soil information are assumed to be the most effective ways to improve large scale mapping (Scull et al. 2003). In the case of SoilGrid1km, adopting a richest geomorphological approach that integrates intermediate scale information may be an efficient way to improve predictions. It may be an important step to adapt soil prediction models to specific landscapes in a unify method that seems difficult to reach nowadays (Grunwald 2009).

In tropical rainforest, the relationships between relief and soils are proved to be most important than in other context because of quite limited gradients for other parameters relative to climate (equatorial), organism (forest cover), time (quite old terrain) and often parental material (deep soils). Geomorphology is also recognized as an efficient soil predictor in various regions (e.g. (Betard and Bourgeon 2009; Thomas 1994). Consequently, SoilGrid1km performance may be questioned in these contexts.

French Guiana is covered by an intact tropical rainforest developed on an Precambrian plutonic basement. Therefore, it seems to be well-suited to study the relationships between soils and relief in a tropical context. A number of soil maps are available for this country but only on the coastal area. However numerous landscape-scale soil observations have been already synthesized (Boulet et al. 1989; Boulet et al. 1979; Fritsch et al. 1986; Grimaldi et al. 1990; Lucas et al. 1986; Turenne 1975). Moreover several geomorphological maps have recently been developed at the regional scale (Guitet et al. 2013) and many new soil samples have been collected in the past years across the entire region (Guitet et al. 2015). Therefore, all conditions are available to formally test the benefit of multi-scale geomorphological approach to predict soils properties.

The purposes of this study are to develop spatial models of soil distribution over French Guiana in order (i) to highlight at which scales geomorphological variables are the most relevant to model soil in such a tropical context; (ii) to evaluate the performance of SoilGrid1km in this tropical context in comparison with new soil maps that can be regionally produced using such multi-scale geomorphological approach. In the same time, we provided 37 new complete soil profiles that can usefully be added to the current global soil database used by SoilGrid1km.

2. Material & Methods

2.1. Study area

French Guiana occupies 85 000 km² in the eastern part of the Guiana Shield, north of Brazil. The climate is equatorial with a short dry season (<3 months) and rainfall ranging from 2000 mm.yr⁻¹ to 4000 mm.yr⁻¹. The relief is usually described as a smooth plateau inclined from south to north with a mean altitude about 140 m above sea level, with few isolated mountainous relief rarely exceeding 800 m. It is developed on an Precambrian plutonic and volcanic basement (1.9-2.2 Gyr) and few sedimentary rocks (Quaternary deposits in the coastal lowlands, rare Precambrian sandstone, conglomerates and quartzite formations in a narrow northern belt). Intact rainforest covers more than 90% of the territory. Legacy soil maps are available only for

some restricted coastal areas, covering less than 10 000 km² (. They are largely inferred from old geological map and insufficiently detailed to be related with usual WRB classification.

2.2 Field soil data

Field data that we used to model spatial soil distribution were collected on the whole territory and provided from three dataset precisely described in a previous paper (Guitet et al. submitted) (Figure 1).

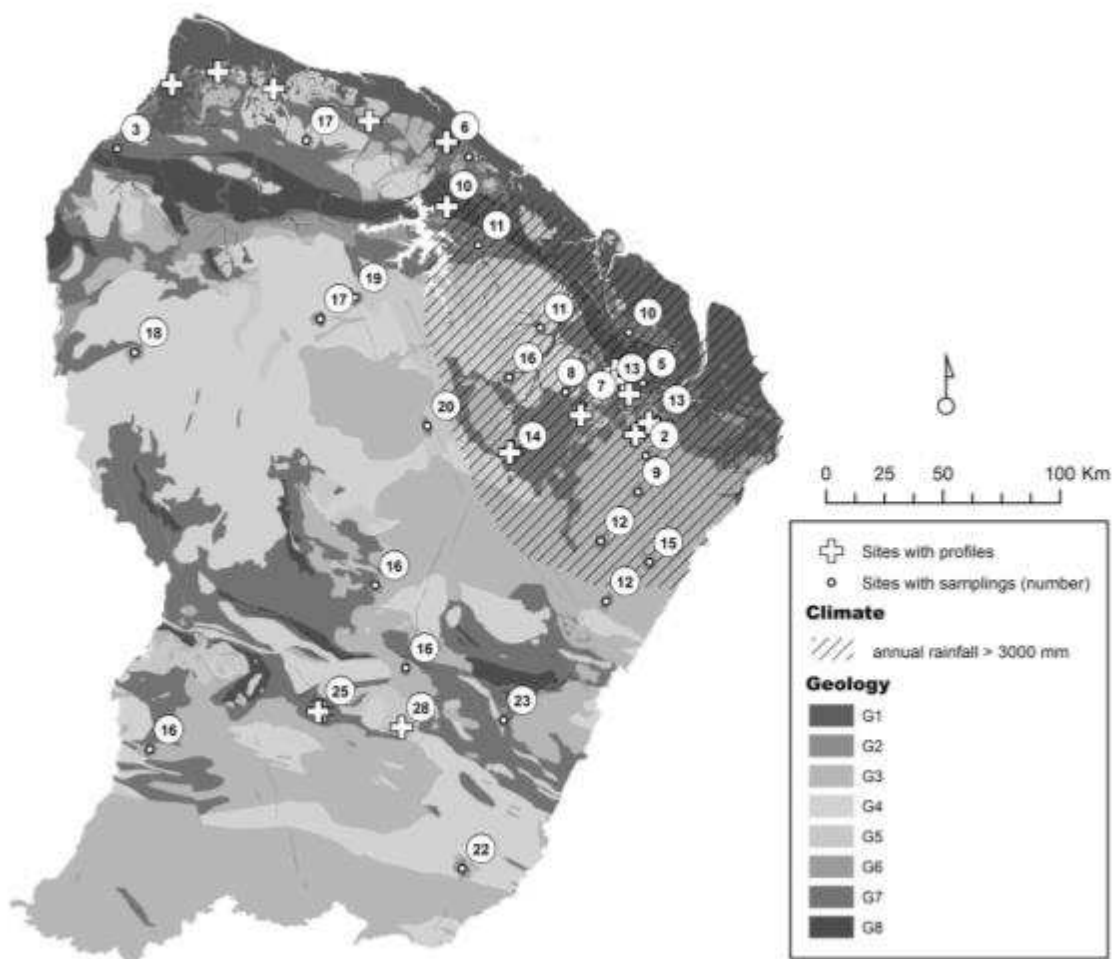


Figure 1 : Distribution of field soil samples regarding geology and rainfall

To model soils of freshwater wetlands (as defined by (Infante Mata et al. 2011)) we used 3,132 ground indices observed on 111 transects implanted on 33 sites. The transects are 2.5 to 3km-long and 20m-wide, and were divided into 3,132 100m-segments georeferenced using GPS. On each segment we noted all ground indices that surely indicated wet soils : plants that are typical

for wetlands (*Euterpe oleracea*, *Rapatea paludosa*,...), or presence of pneumatophores (i.e. respiratory roots) and peat. Soil cores were made with hand-auger when necessary to verify the soil types, but were not described nor collected. We located 188 plots entirely covered by wetland where soils were classified as Gleysols (with rare Histosols), 299 plots partly covered by wetland and terra firme (ecotones), and 2,645 plots were classified as undetermined soils on terra firme.

To model terra firme soils we used 421 soil cores (1.2m deep) collected on the same transects, outside wetland areas, and selected in order to sample all topographic position and geological variation on every 33 sites. These soil profiles were described on the field using a standard protocol and classified in 6 types using a multivariate analysis detailed in a previous study (Guitet et al. submitted). These classes were interpreted regarding World Reference Base (WRB, 2014) using the laboratory analyses of 12 composites samples.

They were compared with 25 local reference profiles (soil pits 1.5m to 2m deep previously dug at representative locations for the dominant geology, climate and topography). Laboratory analyses were done on the 25 soil pits and on the 12 composites samples. These analyses included all measures necessary to determine diagnostic horizons as-well-as supplementary measures useful to compute SOC with pedo-transfert functions (see after). All data are available in the Supplementary Information and those of a previous paper (Guitet et al in prep).

Six main types of soils were determined on terra firme, more or less precisely depending of their frequency and homogeneity. The six terra firme soil types and their main characteristics are detailed in table 1 hereafter with the complementary Gleysol types on wetland.

Table 1 : Description of main soil types determined in French Guiana

Soil types	Interpretation	Frequency	Key-characteristics observed on our soil profiles
W1	Cambisols and Plinthosols	11% of soil cores 3 soil pits	High silt content (>40%) in part of the profile and/or reddish color and/or many concretions
W2	Albic Arenosols (or Podzols) → Arenic Acrisols	6% of soil cores 2 soil pits	High sand fraction (>80%) in all the profile or in part of the profile (with more clay at depth)
W3	Acrisols	17% of soils cores	Low clay fraction on the upper

		5 soil pits	horizons, increasing at depth but always <45%
W4	Stagnic/Gleyic Acrisols	6% of soil cores 2 soil pits	As precedents with oximorphic mottles in the upper or the over horizon ,without reductimorphic colors
W5	Geric Ferralsols → Haplic Ferralsols	39% of soil cores 5 soil pits	High clay content >45% in part of the profile
W6	Geric Ferralsols	21% of soil cores 6 soil pits	High clay content in all the profile
W0	Gleysols	6% of ground indices (15% with ecotones) 1 soil pit	Upper layer that has reductimorphic colors eventually with oximorphic mottles

2.3. Geomorphologic variables used for soil modeling

Considering the different soil-systems previously described in French Guiana (Boulet 1983; Ferry et al. 2003; Fritsch et al. 1986; Paget 1999) or in other similar contexts (Fritsch et al. 2007; Nobre et al. 2011), we chose to pre-select 12 variables derived from SRTM DEM-30m at three different thematic scales (facets, landforms, landscapes), that were supposed to be determining factors of soil properties. The 12 variables are presented in the table 2 with their definition, references and range. All variables were computed on ArcGIS10.2 or SAGA (Table 2). Considering their importance for the pedogenetic processes, geology and annual rainfall were added to the set of covariables. It will allow comparing their prediction value relatively to geomorphology.

Table 2 : Variables used for soil modeling

Scale	Variables	Definition and range or classes
Local	ALT	Absolute elevation on SRTM DEM-30m = 0 – 831m
	SLO	Slope computed on a window of 3x3 cells : 0 – 315 %
	EXP	Exposure computed on a window of 3x3 cells : (-1 for flat) 0 – 360°
	LAD	Log-transformed catchment area : 0 – 17.6
Medium	FRM	Landform types as defined in Guitet et al. 2013 : 13 types from flat and wet reliefs to very large and high hills
	HD1	Height above the nearest drainage as defined in (Renno et al. 2008) : 0 - 187
	LEL	Local elevation as absolute elevation of the pixel minus the lowest elevation on the landform on which the pixel is located - adapted from (McKenzie and Ryan 1999): 0 – 684
	TOP	Topographic indices from SAGA computed on a radius of 100m (based on (Bock et al. 2008) : 71 - 111
Regional	LSC	Landscape types as defined in Guitet et al. 2013 : 10 types from plains

		with residual reliefs (A) to mountains (H)
	CAT	Relief categories : Plains (landscapes A), Joint-valleys (C), Multiconvex relief (B+I+J), Multiconcave (D), Tableland (E+F+G), all-slopes topography (H)
	HD2	Height above the nearest drainage applied on the stream network without first order segments (Strahler classification) : 0 - 669
	REL	Regional elevation as absolute elevation of the pixel minus the lowest elevation on a 1.2 km-radius (adapted from McKenzie & Ryan 1999) : 0 – 546
Other regional	GOS	Geological substrate in 8 categories based on BRGM 2001 : recent sedimentary formation (G1), dykes (G2), granites (G3), gneiss (G4), gabbros (G5), sandstone and quartzite (G6), volcanic sediments (G7) and metapelites (G8)
	RFC	Annual rainfall based on Bioclim (Hijmans et al. 2005) : 5 classes from 2000 to 4000 mm.y ⁻¹

2.4. Soil modeling

2.4.1 Soil units and soil types maps

We modeled spatial distribution of soil classes using Random Forest (RF) and Classification Trees (CT) which belong to the Decision tree analysis (DTA) methods (Scull et al. 2003) et al 2003). DTA are widely used in soil mapping (Grunwald 2009), and proved to be as efficient as multiple linear regressions or artificial networks to predict soils properties (de Carvalho Junior et al. 2014; Scull et al. 2003). CT allows splitting data into homogeneous groups, using combinations of various explanatory variables that accept non-linear relationships and complex interactions (De'ath and Fabricius 2000). RF aims to combine numerous CT by using bootstrapping (a sub-sample of observations is used for each tree and a sub-sample of predictive variables is used for each nodes of the tree) and uses majority votes to provide importance value (IV) for each predictive variable (Breiman 2001).

Therefore we used RF to select the most important predictive variables and introduced them in a single CT that provided a sub-optimal but interpretable model. When it was possible, we simplified the CT in order to use a single continuous prediction variable in a Roc-Curve approach (Fawcett 2006). We then translated the results in GIS using the predictive variables and their thresholds indicated at each node of the CT to stratify the territory and affect soil class frequencies.

We used Conditional Tree algorithm proposed by the R-package party (Hothorn et al. 2006) instead of the classical classification trees based on CART algorithm (Classification And Regression Trees) as defined by Breiman (2001). Indeed, CART proved to be biased when they are applied on unbalanced data (Janitza et al. 2013) and heterogeneous predictive dataset that mix categorical and numeric variables (Strobl et al. 2007). Conditional Trees avoid these biases and assures the robustness of the model by using different boot-strap methods and different IV indices during variable selection processes. Following the same principle, we also evaluated the model reliability by using sensitivity (i.e. true positive rate) and sensibility (i.e. true negative rate) as defined in ROC-curve approach in addition to the classical accuracy indicator (i.e. total error rate) that is strongly influenced by dominance in the case of unbalanced classes (Janitza et al. 2013).

We firstly applied our framework with all soil cores data and a sub-sample of ground observations (i.e. one on seven to keep the balance between dryland and wetland) in order to develop a conventional soil map that indicate major soils association on large areas. In a second step, we applied the same process to map each soil classes independently using all soil cores (for terra firme soils) or all ground indices (for wetland soils). Because of the rarity of the data, we used all the samples to calibrate our model, and we computed reliability statistics using cross-validation.

2.4.2 Organic Carbon Stocks map

We computed the SOC on our 25 soil pits and 12 composite samples from our laboratory analyses using SOC content (ORC), bulk density (BLD) and percentage of coarse fragments (CRF) as proposed by Hengl et al (2014). As we didn't directly measure the bulk density on our soil samples, we used pedo-transfert functions (Benites et al. 2007). We applied the simplest function using clay content and SOC content as co-variables to predict bulk density (model 5 in Benites et al 2007). We also verified that the results were consistent with the most complex function using clay content, SOC content and the sum of exchangeable bases on the horizons for which both methods were possible (model 6 in Benites et al 2007 – $r^2 = 0.99$). Because the

horizons 20-40cm were not systematically analyzed in laboratory for our composites samples but only for 3 profiles (i.e. when it was necessary for the diagnostic), we interpolated the missing values using the underlying horizons ($ORC_{20-40} = 1,4682*ORC_{40-60} - 0,1564$, $r^2=0.9995$; $BLD_{20-40} = 1,0483*BLD_{40-60} - 0.0738$, $r^2=0.99$; $CRF_{20-40} = 0.5*CRF_{40-60} + 0.5*CRF_{0-20}$). We then compared SOC computed on our 37 locations with the SOC predicted by SoilGrid1km using classical pair-wise correlation test.

2.4.3. Comparison with global soils maps

In order to compare the efficiency to predict soil classes of the SoilGrid1km (Hengl et al. 2014) with our local soil map, we computed the kappa statistic that measures the agreement between maps with a value close to 1 for perfect agreement and null or negative value if agreement is no better than would be expected by chance (Monserud and Leemans 1992). We also aggregated our model at 1km (the same resolution than SoilGrid1km) and randomly sampled 1000 points. We then extracted WRB soil group frequency predicted by our model, and by SoilGrid1km maps and made classical correlation tests.

In order to test the efficiency of SoilGrid1km to predict SOC that is an important soil property, we extracted predicted organic carbon content (ORC), bulk density (BLD) and percentage of coarse fragments (CRF) for all horizons up to 1m on each soil pits and soil cores location. We then computed Organic Carbon Stock (SOC) as proposed by Hengl et al (2014) and we estimated the ORC value for our 12 composite samples by computing the mean predicted value from the corresponding locations.

3. Results

3.1. Soil units map

3.1.1 Regional model

Using RF with the complete soil dataset, we demonstrated that geomorphological landscapes (LSC) and relief categories (CAT) were the most important variables to model soil distribution (VI = 0.099 and 0.076 respectively). Landform types (FRM), regional elevation (REL) and

altitude (ALT) appeared to be secondary but informative (respective VI = 0.010, 0.012, 0.015). Annual rainfall (RFC) and geology (GOS) were even less informative (VI = 0.008 for both) and other variables were negligible. Accuracy of RF prediction, that indicated the potential efficiency of soil modelling, was 62% with very good accuracy for Haplic Ferralsols (W5=87%) and Haplic Acrisols (W3=78%), lower accuracy for Gleysol (W0=56%), Plinthosols and Cambisols (W1=52%), Geric Ferralsols (W6=36%), Stagnic and Gleyic Acrisols (W4=24%) and very bad one for Arenosols (W2=0%) mainly confused with Acrisols.

The optimal CT using the seven most important variables led to a general accuracy of 52% with much more confusion between W0 and W4 on one hand and W5 and W6 on the other hand. This model delimited three main areas (inner nodes 2, 10 and 17 with respective weights 127, 113 and 214 in Figure 2) defined by geomorphological landscapes that proved to be the most informative and significant variable at the three first nodes ($P < 0.001$): (i) Plateaus and Mountains (i.e. landscapes EFGH) dominated by Ferralsols (87%); (ii) Plains, Valleys and Irregular multiconvex relief (i.e. landscapes ABC) mixing Cambisols and Plinthosols (27%) with Haplic Ferralsols (27%) ; (iii) Multi-concave and regular multiconvex reliefs (i.e. landscapes DIJ) dominated by Haplic Acrisols (43%) with few Haplic Ferralsols (16%). The model also indicated variations inside each main areas mainly due to regional elevation with more frequent W4 (i.e. Gleyic or Stagnic Acrisols) when located under 15m above regional basement on Plains, Valleys, Multiconvex and Multiconcave relief ($P < 0.001$ or $P = 0.014$), and more frequent Ferralsol when located between 15m and 27m above regional basement on Plains, Valleys and Irregular Multiconvex reliefs ($P < 0.001$). Geology, altitude and landforms interfered only for minor variation with few weights. As a result we retained the first three nodes (based on geomorphological landscapes) to define our soil units' map in order to compare with global soil maps that adopted a coarse resolution and a majority approach.

3.1.2 Soil types maps

246 In order to catch more details on the spatial distribution of minor class of soils and improve the
247 soil units' map, we applied RF for each soil class using all ground indices to model Gleysol in
248 wetland and all soil cores for all other soil classes on terra firme. Theoretical accuracy,
249 sensitivity, specificity and variables selected by each models are presented in the table 3. Details
250 are provided in SI1.

Table 3 : Statistics of the different models performed with Random Forest, Conditional Tree and RocCurve – accu=Accuracy, sens=Sensitivity, spec=Specificity. Variables selected by RF are indicated by x and tested in CT. Variables that were not selected in the CT are in bracket (x). Highly significant variable used in RocCurve is in bold and indicated by *

Soil classes			Random Forest			Conditional Tree			Roc Curve			Selected variables												
			accu	sens	spec.	accu	sens	spec.	accu	sens	spec.	alt	rel	lel	hd1	hd2	slo	exp	rfc	frm	lsc	cat	gos	top
w6			85	30	99	81	14	99			(x)					x		(x)	(x)	x	(x)	(x)		
w5			83	76	87	73	57	82			(x)	x	(x)					x	(x)	x	(x)			
w4			95	0	100	95	0	100	84	53	87	(x)	(x)	x*	(x)			(x)		x		(x)		
w3			89	44	98	84	73	87			(x)							(x)	(x)	x	x	(x)		x
w2			95	0	100	95	0	100						(x)	(x)			(x)		(x)	x	x	(x)	
w1			91	18	91	95	0	100	26	66	75	x	(x)	(x)				(x)	(x)	x	(x)	x		
W0			88	60	99	86	42	99	85	57	85		x	x	x*	x								

262

263 3.1.2.1 Gleysol model

264 We used the 188 plots classified entirely in wetland and the 2645 plots classified entirely in
265 terra firme to produce the Gleysol model and we kept the 299 ecotones plots for validation. RF
266 selected six important variables including three with high IV (REL, HD1 and HD2 with $IV > 0.01$).
267 Theoretical accuracy of RF prediction was 88% with a sensitivity of 60% and a specificity of
268 99%. The optimal CT using the six significant variables confirmed the great importance of HD1
269 which was selected at the two first nodes ($P < 0.001$), and led to a theoretical accuracy of 86%, a
270 sensibility of 42% and a specificity of 99%. Using the only variable HD1 allowed simplifying the
271 model while keeping a good accuracy 85% and a better sensibility 57% for a lower specificity of
272 85%. The optimal threshold that respected the prior frequency of this class was 2.5m. This value
273 perfectly separated the 299 ecotone plots into two equivalent sub-groups.

274 3.1.2.2 Ferralsol models

275 W5 was modeled with a good accuracy sensibility (76%) and specificity (87%) by RF that
276 selected seven variables including landscape and relief categories with very high IV (> 0.07).
277 Using the seven variables in CT led to an acceptable model with 57% sensitivity and 82%
278 specificity that selected landscapes at the first node ($P < 0.001$), regional elevation and rainfall at
279 the following two nodes (respectively $P = 0.016$ and $P < 0.001$). It highlighted: (i) a strong
280 dominance of Haplic Ferralsols (65%) on areas located 30m above regional level on particular
281 landscapes (i. e. valleys, mountains, moderate plateau and regular hilly area) versus a lower but
282 important frequency (45%) below this level; (ii) a very low frequency on other landscapes
283 especially when annual rainfall is lower than 2500 mm.y^{-1} (10%) and an intermediate frequency
284 (35%) under higher rainfall.

285 RF applied on W6 revealed more difficulties to get an acceptable model as sensitivity appeared
286 to be limited (30% only). The CT used two variables among the seven important variables
287 selected by RF: landscape at the two first nodes ($P < 0.001$ and $P = 0.01$) and slope at the last

($P=0.029$). This model showed a poor sensitivity (14%) but highlighted a low frequency of Geric Ferralsol on plains, valleys, multiconvex and multiconcave relief (<5%) opposed to a high frequency on the plateaus and mountains, especially on slopes (45%) and on the southern hilly plateaus (F).

3.1.2.3 Acrisol models

For W3, RF indicated a high potential of modeling with sensitivity of 44% and specificity of 98%. CT kept three variables among the selected ones with landscape at the first node ($P<0.001$), reliefs categories at the second one ($P=0.001$) and catchment area ($P=0.021$) at the third one. It showed the high frequency of Acrisols (55%) on multiconcave relief (D) and regular or moderate multiconvex reliefs (IJ), especially on area with low flow accumulation ($lad \leq 2.079$). Its frequency was moderate on plains (20%) and almost zero on other landscapes.

W2 was poorly modeled as RF and CT led to zero sensitivity. However, CT highlighted a higher frequency of Arenosols and Arenic Acrisols on flat reliefs (i.e. 15% in plains and multiconcave reliefs) and on sandstone and quartzite (25%). Even if the class was in minority in these different cases, the effects of relief types and geology proved to be highly significant ($P<0.001$).

Even if W4 was a minority class, as W2, and showed a poor potential of modeling (i.e. zero sensitivity for both RF and CT), the CT indicated a significant effect of HD1 ($p<0.001$) at the first node. Using this variable alone led to a simple model with an acceptable sensitivity (53%) and specificity (87%). Moreover, this simple model indicated the same optimal threshold value for Gleyic/Stagnic Acrisols than for Gleysols (i.e. 2.5m).

3.1.2.4 Other soils model

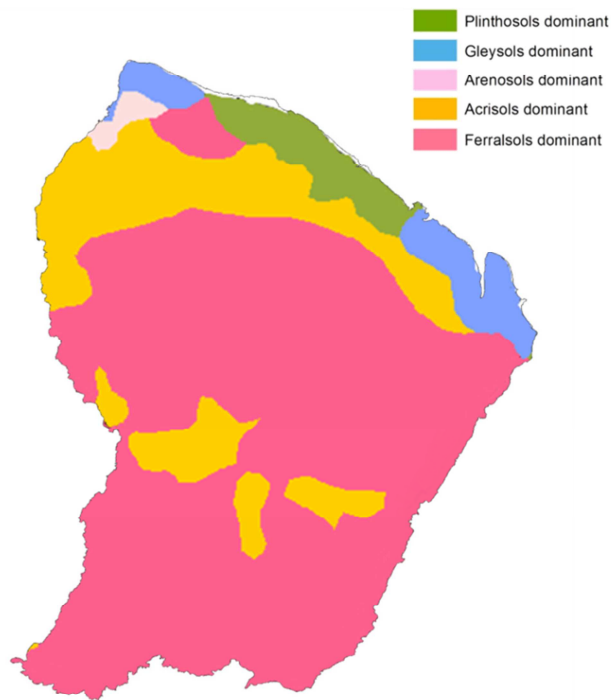
RF indicated also a low modeling potential for W1 with sensitivity of only 18% and specificity of 91%. CT kept three variables among the selected ones: landscape at the first node ($P<0.001$), geology at the second one ($P<0.001$) and altitude ($P=0.015$) at the third one. Cambisols and Plinthosols appeared to always be in minority even in the most suitable areas (i.e. on plains, valleys and multiconvex reliefs or below 154m elevation). Their frequency never exceeded 25%.

3.2 Comparison with global soil maps

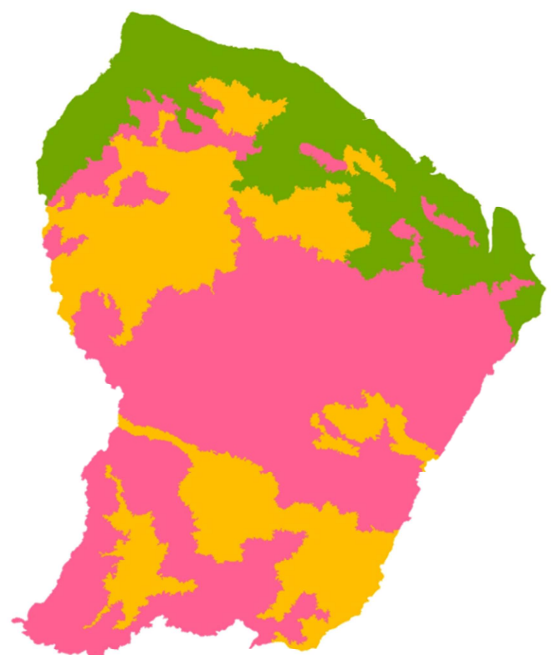
3.2.1 Soil units map

Our model (Figure 3) appeared to be quite consistent with the general pattern of HWSD (i.e. Harmonized World Soil Databases v1.2 used as input data in the SoilGrid1km) regarding the dominant types but showed lots of differences concerning the extension of the three main areas : (i) area dominated by Acrisol in the North (in orange) showed a more southern boundary in our model than on HWSD ; (ii) the location of area dominated by Acrisol in the South was mainly in flat and low relief in our model whereas it was located on high relief in HWSD ; (iii) the coastal area mixed Cambisol, Plinthosol and Ferralsol in our model whereas it was considered as dominated by Gleysol (in blue), Arenosol (in pink) and Plinthosol (in green) in HWSD and had a smaller extension . When we computed the kappa value for HWSD map on the location of our 421 soil cores, we obtained a very bad score ($K=0.06$). For comparison, the same test computed on our soil units map led to a moderate score ($K = 0.46$) that could be considered as the maximum score this kind of soil units map could reach.

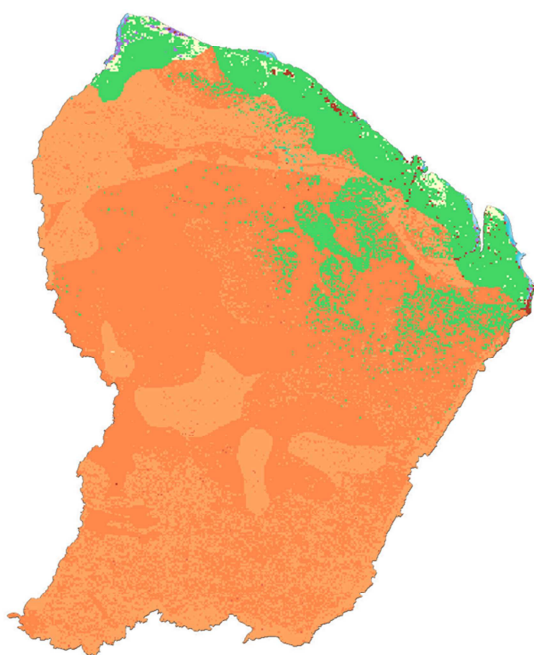
SoilGrid1km seemed to show more consistency in the general pattern with the three main areas. However we observed important differences in terms of dominant soil types. In the northern area, Podzols (in green) are noticed as dominant on the SoilGrid (with few Alisols in yellow and Plinthosols in gray) where we found dominance of Cambisols and Plinthosols (in green) with Ferralsols. At the opposite in the southern part, the extension of Acrisols (pale orange in SoilGrid1km and yellow on our map) seemed to be more consistent than on HSWD. However the kappa score obtained for SoilGrid1km was also very bad ($K=0.05$).



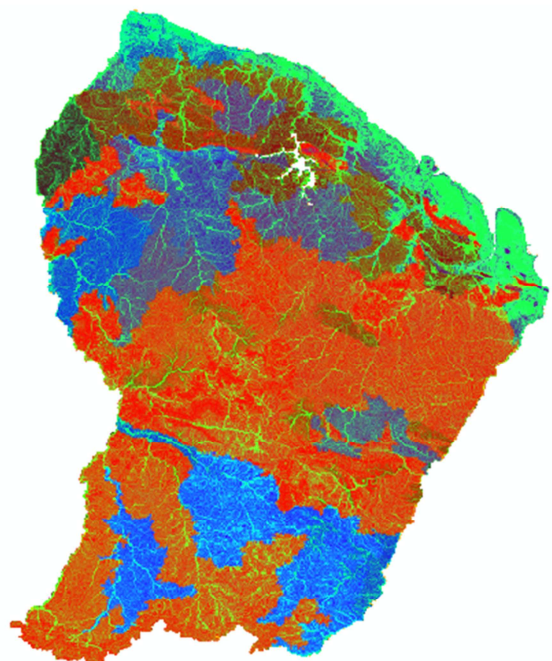
HWSD (FAO, 2012)



this study



SoilGrid1km (Hengl et al 2014)



this study

Figure 3 : Comparison of soil maps based on WRB classification system – On the top, map of soil units proposed by HWSD (on the left) and by this study (on the right) – On the bottom, map of soil types frequency proposed by SoilGrid1km (on the left) and by this study (on the right) – colour per soil types differ between these two maps.

3.2.2 Soil types map

We compiled our seven soil class maps and rescaled the probabilities that could be locally different from 1, to build a single soil class map based on majority. The kappa values that we obtained for this new map was close to the one computed for soil units map ($K=0.42$ when computed with only terra firme samples - $K=0.48$ when including the 188 wetland plots). We then aggregated the results at 1km (the same resolution than SoilGrid1km) and compared the predicted values on the 1000 random points for the different RSG groups (i.e. W0 compared with Gleysol+Histosols layers of SoilGrid1km, W6+W5 compared with Ferralsols layer, W1 with Plinthosols and Cambisols, W2+W3+W4 compared with Acrisols). Probabilities of occurrence for Ferralsol appeared to be twice lower for SoilGrid1km than for our map (25% in average versus 52%) but significantly correlated between the two maps ($R=0.28$ - $P<0.001$). Plinthosol and Cambisol showed a similar result with significant correlation ($R=0.15$ - $P<0.001$) but lower predictions (5% for SoilGrid and 9% for our map). Gleysol occurrence were better correlated between the two maps ($R=0.39$ - $P<0.001$) but largely lower for GridSoil predictions (14% in our model vs 2.5% in SoilGrid). On the contrary mean probabilities for Acrisols appeared to be quite consistent between the two maps (20% versus 23%) but local predictions were negatively correlated ($R=-0.13$), indicating an important spatial mismatching between the two maps. Same results were obtained even if we added Arenosols to Acrisols prediction for SoilGrid1km.

3.2.3 Organic Carbon Stocks

The SOC estimated on our 37 profiles analyses varied from 80 t.ha^{-1} to 176 t.ha^{-1} , and were about twice lower than the predictions from SoilGrid1km that varied from 147 to 305 t.ha^{-1} . We tested the effect of the main soil types on our SOC prediction using anova (Figure 4). The differences were highly significant between the main types and explain a major part of variance ($F=15$, $df=3$, $p<0.001$ - $R^2=0.53$). Moreover, variation of SOC value within the different main types was quite reduced : coefficients of variation were equal to 12% for an average of 81 t.ha^{-1} for Acrisols, 24% for 128 t.ha^{-1} for Geric Ferralsol, 23% for 127 t.ha^{-1} for Haplic Ferralsols, 31% for 71 t.ha^{-1} for all others soils). As a consequence, we applied these four mean values on our final soil classes map aggregated at 1km in order to build an SOC map at the same resolution than SoilGrid1km. We

extracted the new predicted values for our 37 profiles. Unsurprisingly the new averaged values varied in a smallest range from 74t.ha⁻¹ to 118 t.ha⁻¹ but were well-correlated with original value ($r=0.51$, $t= 3.6$, $df=36$, $P<0.01$) but values predicted by SoilGrid1km were absolutely not correlated with these new previsions ($r=0.13$, $t=0.8$, $df=36$, $P=0.42$).

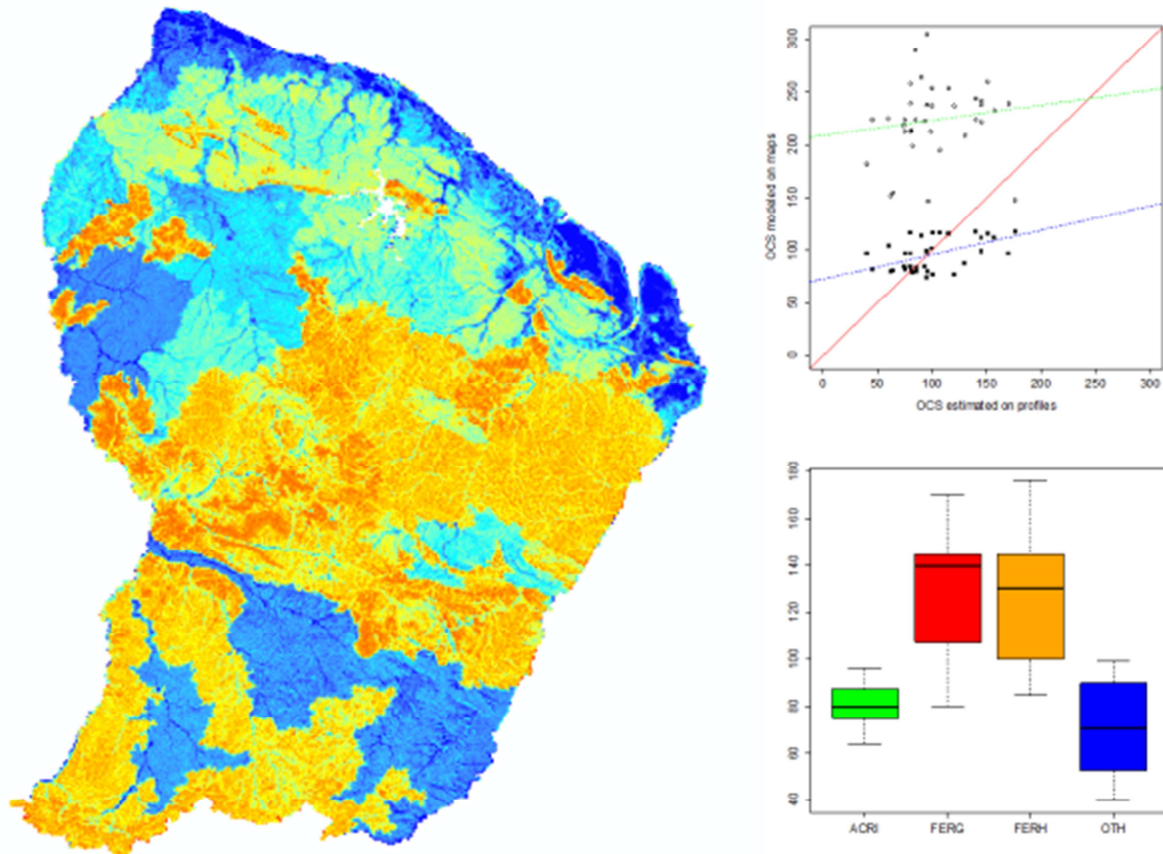


Figure 4 : Soil Organic Carbon Stock distribution at 1km resolution (map on the left) modelled from soil types frequency and from means per soil types computed on our field samples (boxplot on the bottom right). The accuracy of the predictions are compared with SoilGrid1km predictions (regression line on the top right – blue line for our model, green line for SoilGrid1km and red line for 1:1)

4. Discussion

4.1 Soil model based on geomorphology is consistent with previous soil-systems descriptions

The soil distribution patterns drawn by our models are consistent with soil-systems previously described at local scales in French Guiana and Amazonia.

The dominance of Ferralsols is consistent with the usual hypothesis of a pedo-climatic stability favourable to weathering in the major part of French Guiana combining with quite low-energy erosion processes (Quesada et al. 2011). The frequency of Geric Ferralsols on plateaus and on high reliefs confirms that the oldest geomorphological surfaces benefit from this stability for a very long-time. Unlike SoilGrid1km prediction, the Albic Arenosols and Podzols cover very small areas in French Guiana, and are limited here to the sandiest tertiary sediments (in the northern west), or on sandstone and quartzites that is consistent with podzolisation processes described on sandstones in Central Amazonia (Nascimento et al. 2004) or on Barreiras in North Manaus (Chauvel et al. 1987). On other geological substrate, even on very large plateaus under very high rainfalls, we never observed albic arenosol or podzol that could have been expected there as a “terminal” stage of pedogenesis evolution in the region (Quesada et al. 2010). As a result, we assumed that this terminal stage, resulting from deferralitization is rarely reached here even under very humid and stable climate.

In the coastal plain and valleys, in the west-northern multiconvex reliefs and in the inland multiconcave reliefs, Ferralsols are partly replaced by Acrisols. Mosaic of Ferralsols and Acrisols has been described several times in northern French Guiana (Boulet...) and explained as a transformation system (Fritsch et al. 1986) driven by regressive evolution. This situation may be linked to the subtle quaternary tectonic movements that affect the North-western of French Guiana and go more south along the Maroni river basin (Palvadeau 1998). These movements are due to local deformation of the shield, consecutive to sediments accumulation on the continental shelf, which causes the rivers network to cut downwards. As a result, Acrisols correspond here to ancient Ferralsol transformed by erosion (rejuvenation) or eluviation (clay impoverishment), in areas that are subject to a recent tectonic disequilibrium that modified the local water regime (Boulet et al. 1979).

In the poorly documented southern multiconcave relief, previously called “southern Peneplain” or “Southern wide Flat” (Barret et al. 2001; Paget 1999), and on the most smoothed multiconvex

reliefs (I), the Acrisols dominated the only most marked reliefs that are situated at the highest altitudes and 15m above the mean regional elevation. Elsewhere they are replaced by Gleyic/Stagnic Acrisols and Arenosols in the lowest position that indicate poorly-drained soils and significant sub-superficial erosion that may impoverish clay soils as described on similar smoothed reliefs on the coastal area (Grimaldi et al. 1992).

The coastal plains, valleys and complex multiconvex landscape (B) exhibit a mosaic of soil cover that mix Cambisol and Plinthosol with Ferralsol, Acrisol and more frequent Gleysols. In these younger coastal landscapes, Ferralsols may be developed on the deposit of pre-weathered sediments as in Amazonian sedimentary basin (Quesada et al. 2011). They do not exhibit full Geric properties. They are also situated on the relictual reliefs of the coastal area (i.e. 15m above regional basement). On the most marked relictual reliefs (i.e. 27m above regional basement), Cambisols may progressively replace Ferralsols on landslides that erode residual reliefs in a regressive soil development (Ferry et al. 2003; Gracheva 2011). On the highest positions (i.e. 39m above regional basement) Plinthosol correspond to the weathering of old and more or less disaggregated duricrusts that resist to erosion and are frequently met on isolated hills around 50m above sea level (Theveniaut and Freyssinet 2002).

When they are associated with Acrisol, Gleyic Acrisol and Gleysols, Plinthosols may also result of the transformation of Acrisols due to groundwater oscillation as described by Fritsch et al. (2007). It may be the case in the regular multiconvex relief (type I,J) and multiconcave relief (D). These fluctuations may be due to the tectonic movement previously described in the north-western region and to climate changes during the late Pleistocen for the southern landscapes (Thomas and Thorp 1995).

Obviously, geomorphological landscapes efficiently represent the different soil-systems and pedogenesis processes that have been previously described in French Guiana and neighbouring regions. They also provide many indicators about historical processes that lead to the current soil cover.

4.2 Geomorphological landscapes are efficient proxy for soil forming factors

Using unbiased selection methods based on RF, we demonstrated that regional geomorphological variables are efficient predictors of soil distribution beneath tropical rainforest (i.e. high importance values). Therefore, we confirm that geomorphological descriptors at the regional (i.e. at the landscape scale) can be more efficient than usual local descriptors at the pixel scale (Cavazzi et al. 2013) to model soil distributions especially in quite homogeneous relief like old shield under tropical humid climates. We can explain this result by the fact that soil formation is driven here by pedogenic processes that act at very large spatial or temporal scales: slight tectonic deformation and long-term climate influence. In fact, the soil evolutionary frame proposed by Quesada for Amazonian region describes a long sequence of soil maturation from Leptosols to Ferralsols and Podzols. This sequence is mainly driven by climate, with little influence of local factors except parental material for Arenosols and Podzols and local drainage for Gleysols (Quesada et al. 2010). This frame also applies for Guianas but has to be completed, in the light of soil-systems described herebefore, (Figure 5) with regressive sequences linked with the present tectonic disequilibrium. In fact, even in areas deemed to be stable, limited tectonic movement appeared to strongly influence landscapes (Rossetti 2014) and so pedogenesis. These large-scale processes influence concomitantly soils and reliefs evolution. As a result the broad geomorphological features (more or less dissected, eroded, or preserved) are more effective to diagnose the local stages of soil development than geological substrate or material age. Obviously, this result may be extended to all other regions where time, climate and low in energy tectonic movement are the dominant soil forming factors (e.g. Brazilian Shield, African Shield and Australian Shield).

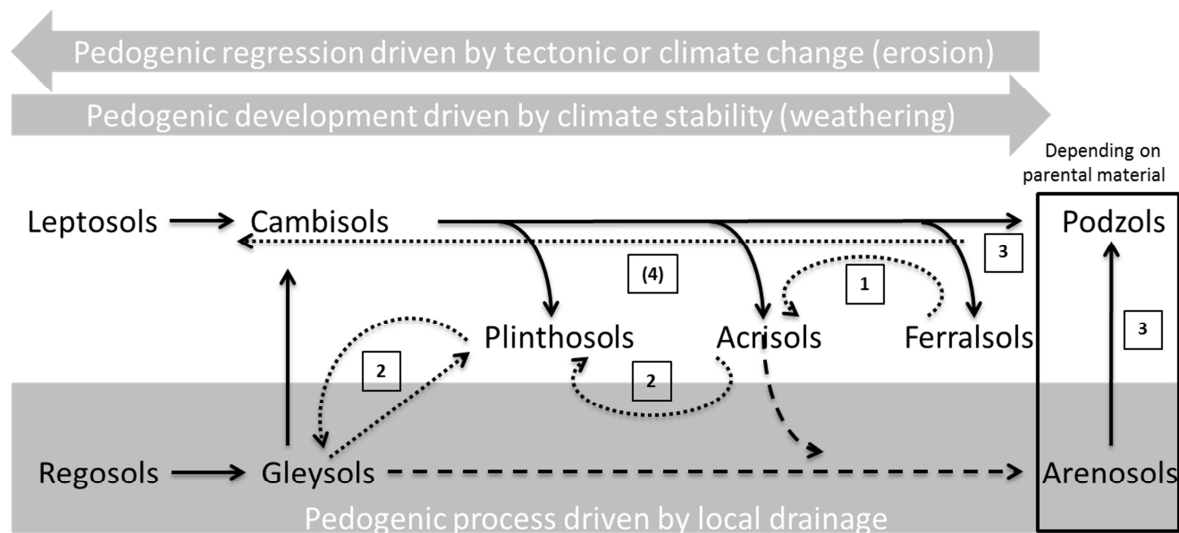


Figure 5 : Simplified scheme for soil development processes in French Guiana – solid lines indicate evolution processes reported by Quesada (2010). Dotted lines indicate regressive or transformation processes described by (1) Boulet (1978), (2) Fritsch et al 2007, (3) Lucas et al (1986), (4) Gracheva (2011)

4.3 Soil Organic Carbon stock is half than estimated by SoilGrid1km.

Our study also demonstrated that soil classes and soil properties predicted by global soil map, as the recent SoilGrid1km, are notably inaccurate for French Guiana (i.e. very low kappa values) and may be also for other tropical countries. In fact, we observed marked divergences between soil types predicted by our local model and the SoilGrid1km based on a global simulation. For example, soils types that covered very small areas are largely overestimated by the global model, as Podzols and Nitisols. The respective occurrences estimate by SoilGrid1km for these two types are respectively 15% and 6% whereas they are marginal in French Guiana as in the rest of Amazonia. This may be caused by the fact that these types have been widely studied for their agronomic or ecologic interest (Quesada et al. 2011) and are oversampled in the available databases used to develop global model (4% of the data compiled by ISRIC-WISE project for Amazonia whereas they are assumed to cover less than 2% of this region). Consequently the model is probably more sensible to these oversampled types than to others.

As a consequence some properties are consequently predicted with important biases even when they are aggregated at the regional scale. It is the case for Soil Organic Carbon which is an important secondary property that SoilGrid1km aims to predict and which is overestimated by a

factor 2. Indeed, SOC of more than 200 t.ha⁻¹ as predicted by SoilGrid1km, is rarely encountered in tropical moist forest (table 4). Compiling 13 sources that provide 35 estimates in various tropical evergreen rainforest, we obtain a mean value of 105 tC.ha⁻¹ and standard deviation of 43 tC.ha⁻¹. As a consequence, SoilGrid1km estimates are unlikely to be encountered on large areas and the 130 t.ha⁻¹ measured in average on our soil sampling for Ferralsols (and 80 t.ha⁻¹ for Acrisols) are certainly more representative of the mean SOC stock for the region.

Table 4 : Review of SOC estimates for the first meter of soil in tropical moist rainforest

Author	article	Study area	class (in the corresponding article)	SOC1m t.C.ha ⁻¹
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 4,1	122.1
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 4,2	98.2
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 5,1	136.4
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 7,1	97.1
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 7,2	118.5
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 7,3	107.2
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 7,7	93.3
Schwartz & Namri	2002	Congo	soil unit 7,8	69.3
Silver et al.	2000	Tapajos	Sandy soils	81
Silver et al.	2000	Tapajos	Clayic soils	80
Sommer et al.	1997	Para	old growth forest	90
Koutika et al.	1997	Para	old growth forest	116
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU1	60.3
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU2	78.2
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU3	74
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU4	87.3
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU5	79
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU6	80.2
Ceddia et al.	2015	Amazona	MU7	50.1
Batjes	2005	in Ceddia	tropical forest	82.5
Cerri	2000	in Ceddia	tropical foret	78.6
Batjes &Dijkshoorn	1999	in Grimm 2008	cambisol	95.3
Batjes &Dijkshoorn	1999	in Grimm 2008	ferralsol	101.6
Post	1982	in Grimm 2008	tropical moist forest	115
Batjes	1996	in Grimm 2008	ferralsol	107
Batjes	1996	in Grimm 2008	cambisol	96
Jabagay & Jackson	2000	in Grimm 2008	evergreen forest	186
Brown et al	1993	in Grimm 2008	tropical forest	148
Henry et al	2009	RDC	total stock / national area	101
Henry et al	2009	Gabon	total stock / national area	111
Henry et al	2009	Cameroun	total stock / national area	116
Henry et al	2009	Congo	total stock / national area	292

487 4.4 How to improve global soil maps predictions in tropical forest areas?

488 Global soil maps are very important tools that are actually required to meet the challenges posed
489 by natural-resources management at large scale. They provide important inputs to model
490 vegetation responses to climate change and to estimate biophysical carbon sink (Hengl et al.
491 2014). Therefore, improving the accuracy of such tool, as proposed by the SoilGrid1km project,
492 is an essential issue. Increasing the density of field sampling must be the first objective
493 especially in tropical countries which are quite poorly documented regarding their complexity
494 (de Carvalho Junior et al. 2014). The ISRIC Harmonized Global Soil Profil Dataset which was used
495 to develop SoilGrid1km, is a unique database that is based on multiple selection criteria to
496 assure a strict homogeneity of the data (Batjes 2009). However it leads to an average density of
497 about 1 sample for 14 526 km² for the all land area (about 1 sample for 10 000 km² in Amazonia
498 and French Guiana vs 1 for 2 000 km² in our study), that is probably too low to correctly
499 extrapolate soil properties at regional scale and finest resolution. New source of data provided
500 by local soil mapping projects based on extensive field campaigns, as developed in our study, can
501 help to multiply the amount of field measurements. Especially, soil cores, that are less expensive
502 to collect, can provide sufficiently accurate physical and chemical measures to be used for soil
503 mapping. Another way to improve soil map consist to integrate efficient covariables to capture
504 soil forming factor (Hengl et al. 2014). Obviously, geomorphology is an important field to
505 develop such variables if we consider the relationship between pedogenesis process and relief
506 (e.g. (Gerrard 1993)). However, this approach is too often limited to local geomorphometric
507 indices whereas pedogenesis processes can be driven by (spatially and temporally) larger effects
508 that needed other point of views, as previously demonstrated. SoilGrid1km method already
509 integrates geomorphologic variables but only at fine resolution or at a very broad (continental)
510 scale that is poorly informative (Drăguț and Eisank 2012). Geomorphologic variables and
511 classifications developed at the intermediate regional scale may be more efficient to predict
512 major soils distribution. The SOTER dataset, used as co-variable in SoilGrid1km (van Engelen

and Dijkshoorn 2012), aims to integrate such medium-scale approach but is quite inaccurate and based on expertise much more than statistical geomorphic approach. Such variable can be easily completed and improved for a global cover since SRTM data (full resolution) are now freely available and several GIS automatic process have already been developed to delimitate landforms on large areas and/or to characterize reliefs patterns at regional scales (e.g. (Cornu et al. 2013; Couteron et al. 2006; Jasiewicz and Stepinski 2013; Romstad and Etzelmüller 2012). For example, textural ordination techniques based on Fourier transformation (FOTO method that has already been automated and largely used to characterized landscape patterns and vegetation structure e.g. (Barbier et al. 2010; Couteron et al. 2006) can very simply described the amplitude and complexity/regularity of relief (see Appendix for an example on Guiana Shield). Multi-scale digital geomorphological mapping is a promising way to provide quantitative characterization of landscape morphology and to integrate varied information (Bishop et al. 2012) and should be better exploited for global soil mapping. Developing and testing intermediate-scales indicators based on precise geomorphic analyses would surely improve the global model accuracy for tropical areas.

Acknowledgments

We wish to thank the French Forest Agency (ONF), the Guianese National Park (PAG), the French Ministry of the Environment's ECOTROP program (Paysages et Biodiversité), and the European Union's PO-FEDER program (HABITATS) for funding this study. We would also like to thank M. Naudan, K. Alary, N. Bouarfa, D. Babre who performed the laboratory analyses, G. Bourgeon who commented the WRB classification as well as all pedologists who participated to profiles description on some of our study sites : M. Jamagne, E. Fritsch, A. Herbillon (in Counami and Crique Plomb), L. Soucémarianadin (in Paracou), M. Grimaldi (in Nouragues).

References

- Barbier N, Couteron P, Proisy C, Malhi Y, Gastellu-Etchegorry JP (2010) The variation of apparent crown size and canopy heterogeneity across lowland Amazonian forests *Glob Ecol Biogeogr* 19:72-84
- Barret J et al. (2001) Atlas illustré de la Guyane.
- Batjes N (2009) Harmonized soil profile data for applications at global and continental scales: updates to the WISE database *Soil Use Manag* 25:124-127
- Benites VM, Machado PL, Fidalgo EC, Coelho MR, Madari BE (2007) Pedotransfer functions for estimating soil bulk density from existing soil survey reports in Brazil *Geoderma* 139:90-97
- Betard F, Bourgeon G (2009) Morphopedological mapping: from land evaluation to research in geomorphology *Geomorphologie-Relief Processus Environnement*:187-198
- Bishop MP, James LA, Shroder Jr JF, Walsh SJ (2012) Geospatial technologies and digital geomorphological mapping: Concepts, issues and research *Geomorphology* 137:5-26
doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2011.06.027>
- Bishop TF, Minasny B, McBratney AB (2006) Uncertainty analysis for soil-terrain models *International Journal of Geographical Information Science* 20:117-134
- Bock M, Bohner J, Conrad O, Kothe R, Ringeler A (2008) Saga: System for the automated geoscientific analysis Dept of Physical Geography, Hamburg, Germany URL <http://www.saga-gis.org/en/index.html/> (last verified 19 April 2009)
- Boulet R Organisation des couvertures pédologiques des bassins versants. In: GERDAT, INRA, Muséum, ORSTOM (eds) Le projet ECEREX (Guyane). Analyse de l'écosystème forestier tropical humide et des modifications apportées par l'homme, Cayenne, 4-8 mars 1983 1983. pp 23-52
- Boulet R, Curmi P, Pellegrin J, Queiroz-Neto JP (1989) Distribution spatiale des horizons dans un versant : apport de l'analyse de leurs relations géométriques *Sciences du sol* 27:53-56
- Boulet R, Fritsch E, Humbel FX (1979) Les sols des terres hautes et de la plaine côtière ancienne en Guyane française septentrionale. Organisation en systèmes et dynamique actuelle de l'eau. ORSTOM, Cayenne (Guyane française)
- Breiman L (2001) Random forests *Machine learning* 45:5-32

568 Cavazzi S, Corstanje R, Mayr T, Hannam J, Fealy R (2013) Are fine resolution digital elevation
569 models always the best choice in digital soil mapping? *Geoderma* 195–196:111-121
570 doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2012.11.020>

571 Chauvel A, Lucas Y, Boulet R (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus,
572 Central Amazonia, Brazil *Experientia* 43:234-241

573 Cornu J, Guitet S, Brunaux O, Carozza J Multiconvex landform object-based segmentations :
574 comparison of edge-based methods. In: 8th International Conference on Geomorphology
575 of the International Association of Geomorphologists Paris, 2013.

576 Couteron P, Barbier N, Gautier D (2006) Textural ordination based on Fourier spectral
577 decomposition: a method to analyze and compare landscape patterns *Landsc Ecol*
578 21:555-567

579 De'ath G, Fabricius KE (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple
580 technique for ecological data analysis *Ecology* 81:3178-3192

581 de Carvalho Junior W, Lagacherie P, da Silva Chagas C, Calderano Filho B, Bhering SB (2014) A
582 regional-scale assessment of digital mapping of soil attributes in a tropical hillslope
583 environment *Geoderma* 232:479-486

584 Drăguț L, Eisank C (2012) Automated object-based classification of topography from SRTM data
585 *Geomorphology* 141:21-33

586 Fawcett T (2006) An introduction to ROC analysis *Pattern Recognition Letters* 27:861-874
587 doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.patrec.2005.10.010>

588 Ferry B, Freycon V, Paget D (2003) Genesis and water regime of soils on a crystalline base in
589 French Guiana *Revue Forestiere Francaise* 55:37-59

590 Fritsch E, Bocquier G, Boulet R, Dosso M, Humbel FX (1986) Transformation systems in a
591 ferrallitic mantle in French Guiana. Structural analysis and representation *Cahiers*
592 *ORSTOM, Pedologie* 22:361-395

593 Fritsch E, Herbillon A, Do Nascimento N, Grimaldi M, Melfi A (2007) From Plinthic Acrisols to
594 Plinthosols and Gleysols: iron and groundwater dynamics in the tertiary sediments of the
595 upper Amazon basin *Eur J Soil Sci* 58:989-1006

596 Gerrard J (1993) Soil geomorphology—present dilemmas and future challenges *Geomorphology*
597 7:61-84

598 Gracheva R (2011) Formation of soil diversity in the mountainous tropics and subtropics: Rocks,
599 time, and erosion *Geomorphology* 135:224-231

600 Grimaldi M, Grimaldi C, Barthes B (1992) Variations spatiales du sol des barres prelittorales de
601 la plaine côtière ancienne de Guyane analyse structurale et cartographie Cahier de
602 l'ORSTOM de Cayenne Série pédologique 20:251-259

603 Grimaldi M, Grimaldi C, Boulet R Etude d'un système de transformation sur schiste en Guyane
604 française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. In: Organisation
605 et fonctionnement des altérites et des sols, 1990.

606 Grunwald S (2009) Multi-criteria characterization of recent digital soil mapping and modeling
607 approaches *Geoderma* 152:195-207

608 Guitet S, Cornu JF, Brunaux O, Betbeder J, Carozza JM, Richard-Hansen C (2013) Landform and
609 landscape mapping, French Guiana (South America) *J Maps* 9:325-335
610 doi:10.1080/17445647.2013.785371

611 Guitet S, Péliissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (2015) Geomorphological landscape
612 features explain floristic patterns in French Guiana rainforest *Biodivers Conserv*
613 24:1215-1237 doi:10.1007/s10531-014-0854-8

614 Hengl T et al. (2014) SoilGrids1km—global soil information based on automated mapping *PloS*
615 one 9:e105992

616 Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated
617 climate surfaces for global land areas *International Journal of Climatology* 25:1965-1978
618 doi:10.1002/joc.1276

619 Hothorn T, Hornik K, Zeileis A (2006) Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference
620 Framework *Journal of Computational and Graphical Statistics* 15:651-674
621 doi:10.1198/106186006X133933

622 Infante Mata D, Moreno-Casasola P, Madero-Vega C, Castillo-Campos G, Warner BG (2011)
623 Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of
624 Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico *For Ecol Manag* 262:1514-1531

625 Janitza S, Strobl C, Boulesteix A-L (2013) An AUC-based permutation variable importance
626 measure for random forests *BMC Bioinformatics* 14:119

627 Jasiewicz J, Stepinski TF (2013) Geomorphons — a pattern recognition approach to classification
 628 and mapping of landforms *Geomorphology* 182:147-156
 629 doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.11.005>

630 Jenny H (1994) Factors of soil formation: a system of quantitative pedology. Courier
 631 Corporation,

632 Lucas Y, Boulet R, Chauvel A, Veillon L (1986) Systèmes sols ferrallitiques - Podzols en région
 633 amazonienne. In: sol Afpléd (ed) Podzols et podzolisation. INRA, pp 53-65

634 McBratney AB, Santos MM, Minasny B (2003) On digital soil mapping *Geoderma* 117:3-52

635 McFadden LD, Knuepfer PL (1990) Soil geomorphology: the linkage of pedology and surficial
 636 processes *Geomorphology* 3:197-205

637 McKenzie NJ, Ryan PJ (1999) Spatial prediction of soil properties using environmental
 638 correlation *Geoderma* 89:67-94

639 Minasny B, McBratney AB (2007) Incorporating taxonomic distance into spatial prediction and
 640 digital mapping of soil classes *Geoderma* 142:285-293

641 Monserud RA, Leemans R (1992) Comparing global vegetation maps with the Kappa statistic
 642 *Ecol Model* 62:275-293

643 Nascimento NRd et al. (2004) Podzolization as a deferralitization process: a study of an Acrisol-
 644 Podzol sequence derived from Palaeozoic sandstones in the northern upper Amazon
 645 Basin *Eur J Soil Sci* 55:523-538

646 Nobre A et al. (2011) Height above the nearest drainage—a hydrologically relevant new terrain
 647 model *Journal of Hydrology* 404:13-29

648 Paget D (1999) Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers guyanais.

649 Palvadeau E (1998) GEODYNAMIQUE QUATERNAIRE DE LA GUYANE FRANCAISE. PhD,
 650 Université de Brest

651 Quesada C, Lloyd J, Anderson L, Fyllas N, Schwarz M, Czimczik C (2011) Soils of Amazonia with
 652 particular reference to the RAINFOR sites *Biogeosciences* 8

653 Quesada C et al. (2010) Variations in chemical and physical properties of Amazon forest soils in
 654 relation to their genesis *Biogeosciences* 7

655 Renno CD, Nobre AD, Cuartas LA, Soares JV, Hodnett MG, Tomasella J, Waterloo MJ (2008) HAND,
656 a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments
657 in Amazonia Remote Sens Environ 112:3469-3481 doi:10.1016/j.rse.2008.03.018

658 Romstad B, Etzelmüller B (2012) Mean-curvature watersheds: A simple method for
659 segmentation of a digital elevation model into terrain units Geomorphology 139:293-302

660 Rossetti DF (2014) The role of tectonics in the late Quaternary evolution of Brazil's Amazonian
661 landscape Earth-Science Reviews 139:362-389 doi:10.1016/j.earscirev.2014.08.009

662 Sanchez PA et al. (2009) Digital soil map of the world Science 325:680-681

663 Scull P, Franklin J, Chadwick O, McArthur D (2003) Predictive soil mapping: a review Progress in
664 Physical Geography 27:171-197

665 Strobl C, Boulesteix A-L, Zeileis A, Hothorn T (2007) Bias in random forest variable importance
666 measures: Illustrations, sources and a solution BMC Bioinformatics 8:25

667 Theveniaut H, Freyssinet P (2002) Timing of lateritization on the Guiana Shield: synthesis of
668 paleomagnetic results from French Guiana and Suriname Palaeogeogr Palaeoclimatol
669 Palaeoecol 178:91-117

670 Thomas MA (1994) Geomorphology in the tropics. A study of Weathering and Denudation in
671 Low Latitudes. J. Wiley & Sons Ltd, Chichester, England

672 Thomas MF, Thorp MB (1995) Geomorphic response to rapid climatic and hydrologic change
673 during the late Pleistocene and early Holocene in the humid and sub-humid tropics
674 Quaternary Science Reviews 14:193-207

675 Thompson JA, Bell JC, Butler CA (2001) Digital elevation model resolution: effects on terrain
676 attribute calculation and quantitative soil-landscape modeling Geoderma 100:67-89

677 Turenne JF (1975) Modes d'humification et différenciation podzolique dans deux toposéquences
678 guyanaises. Université de Nancy I

679 van Engelen V, Dijkshoorn J (2012) Global and National Soils and Terrain Databases (SOTER).
680 Procedures Manual, version 2.0. ISRIC Report 2012/04, ISRIC vol World Soil Information.
681 Wageningen

682

683

Supplementary Information

SI1 Conditional Trees for each soil classes used for spatial prediction and combined and aggregated to construct the soil types map at 1km resolution

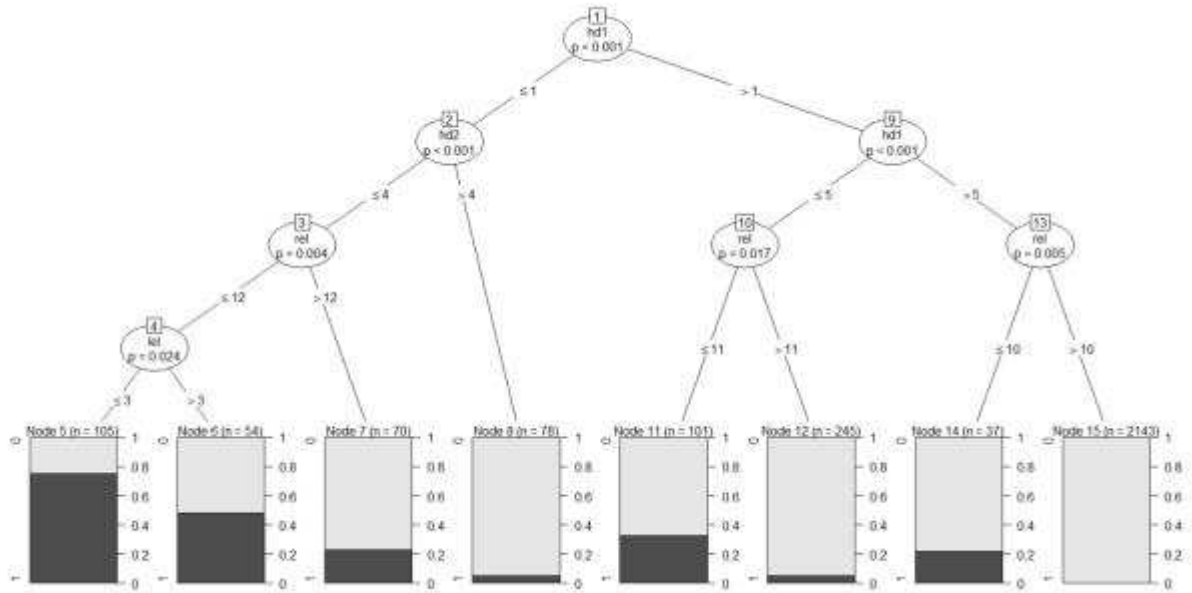


Figure SI1Aa : Conditionnal Tree obtained with the 6 main variables selected by RF, the 188 wetland observations and 2,645 dryland observations

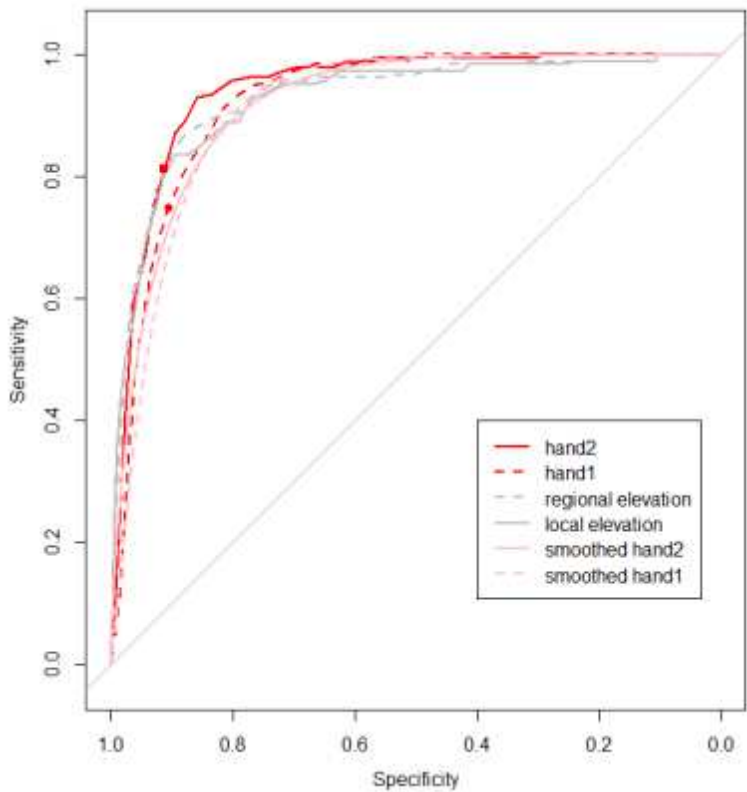


Figure SI1Ab : Comparison of simplest models using only one of the main variables, based on ROC-curve

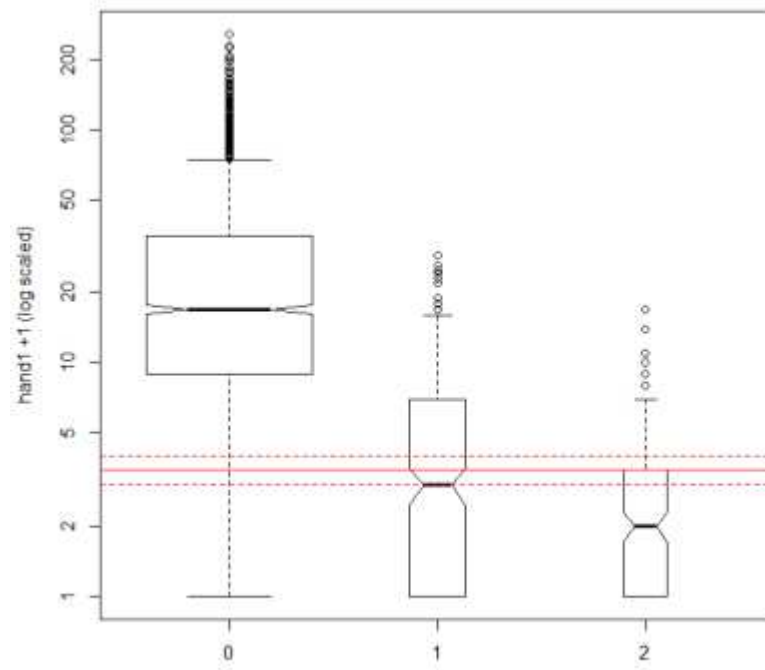


Figure SI1Ac : Boxplot of the 188 wetland observations (2), the 299 ecotones observations (1) and the 2645 dryland observations (0) for HAND1 values. Optimal threshold (2.5) is indicated by the red line. Dotted lines indicated the closest rounded values as HAND1 is defined at one meter resolution.



Figure SI1Ad : Extract of the spatial model projected on topographic map (IGN – Scan50®). Points indicate the ground observations with yellow color for wetland and red color for dryland. Soil cores are indicated by triangles.

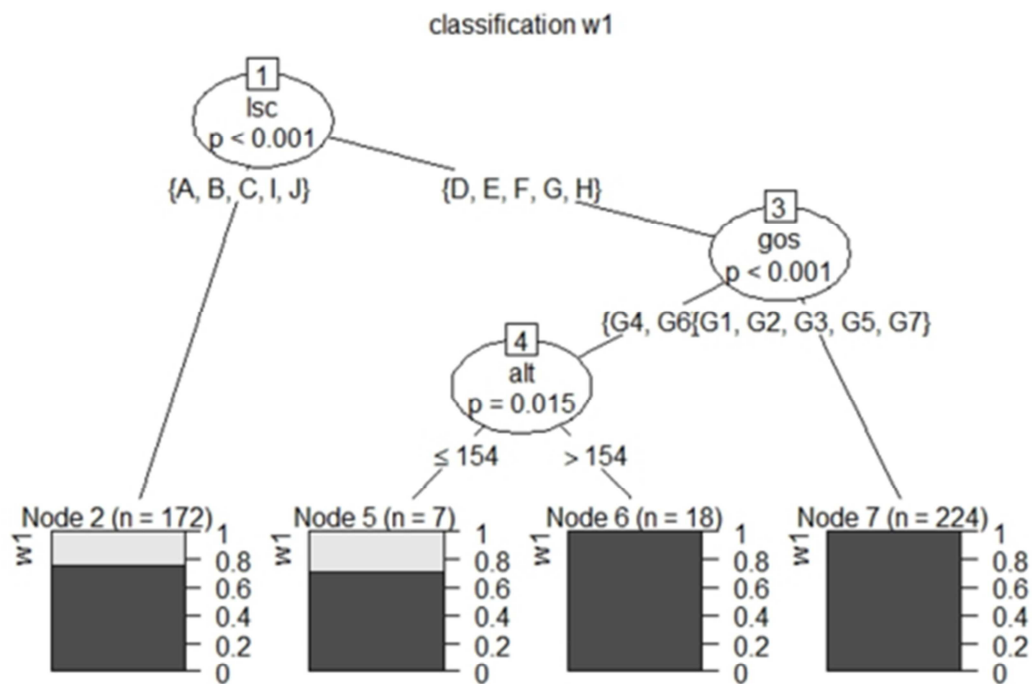


Figure SI1B : Conditional Tree obtained with the 8 main variables selected by RF for W1 using the 421 soil cores samples

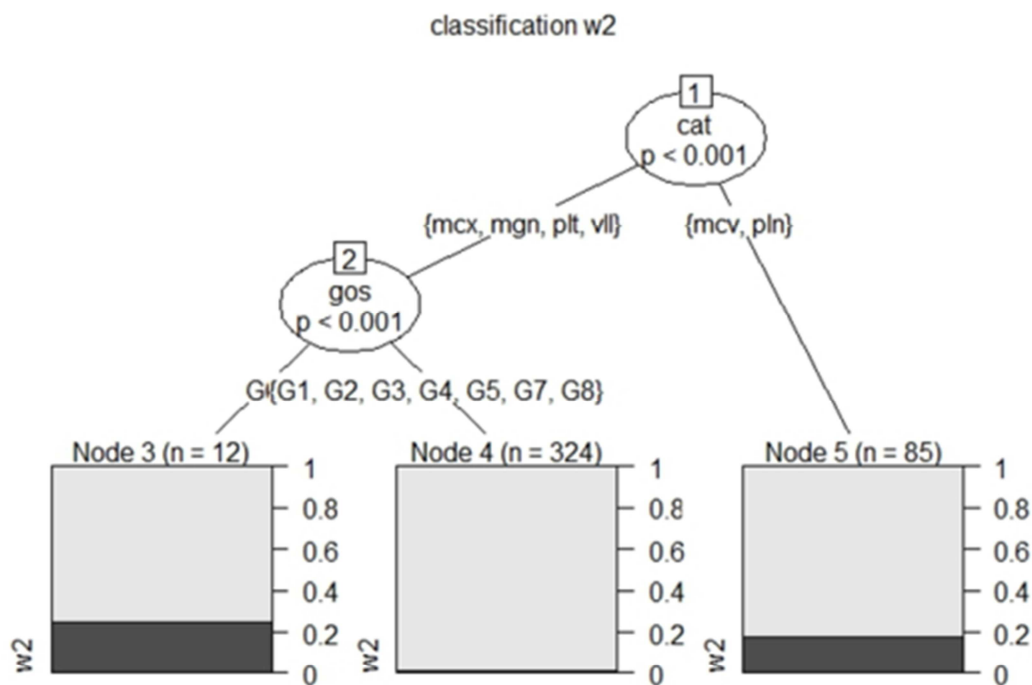


Figure SI1C : Conditional Tree obtained with the 7 main variables selected by RF for W2 using the 421 soil cores samples

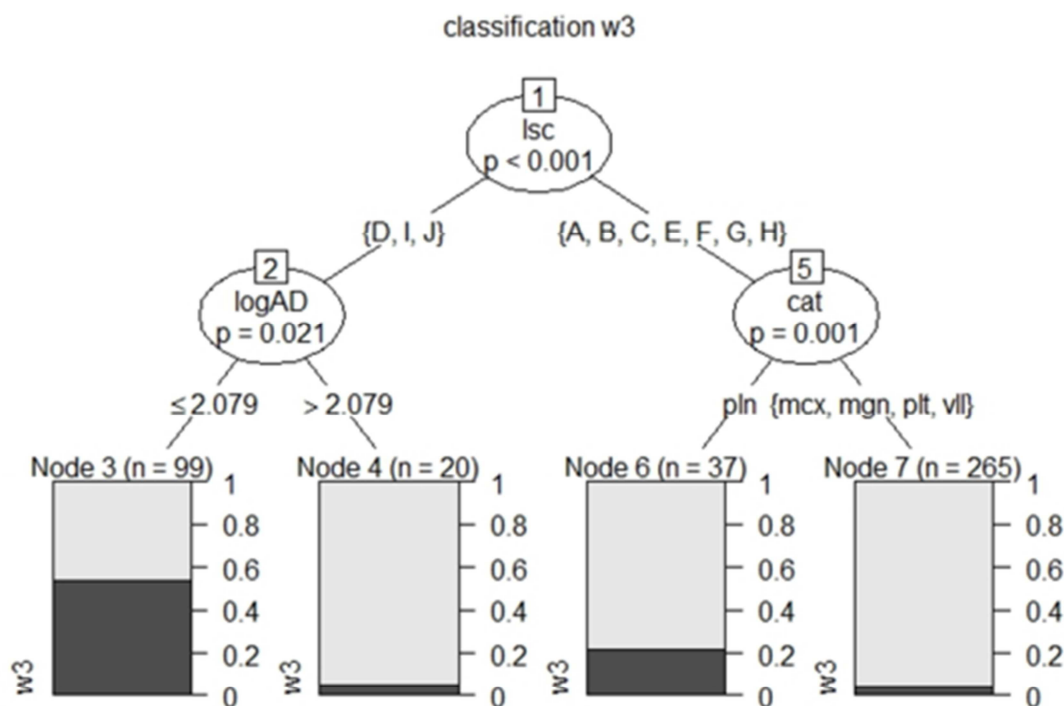


Figure SI1D : Conditional Tree obtained with the 7 main variables selected by RF for W3 using the 421 soil cores samples

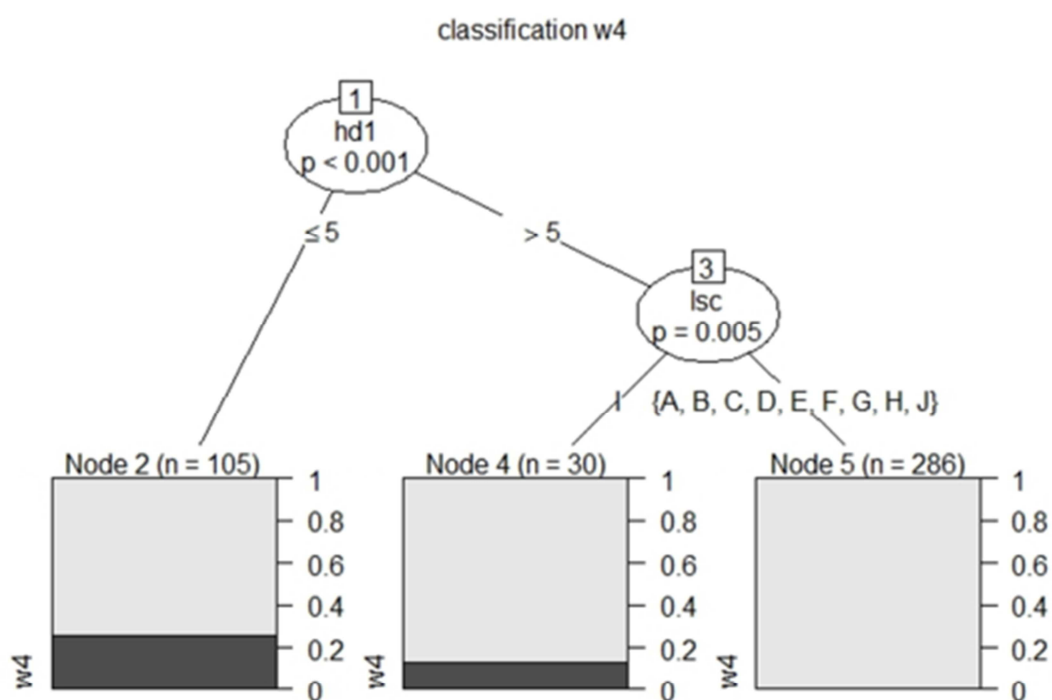


Figure SI1E : Conditional Tree obtained with the 7 main variables selected by RF for W4 using the 421 soil cores samples

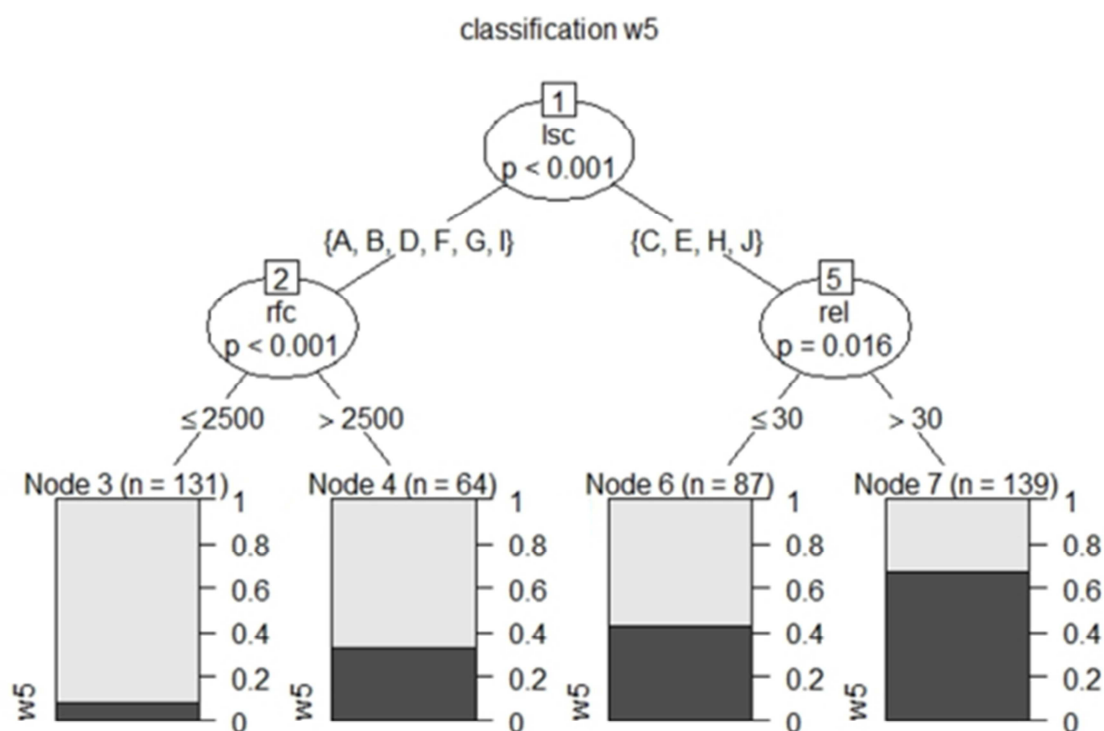


Figure SI1E : Conditional Tree obtained with the 7 main variables selected by RF for W5 using the 421 soil cores samples

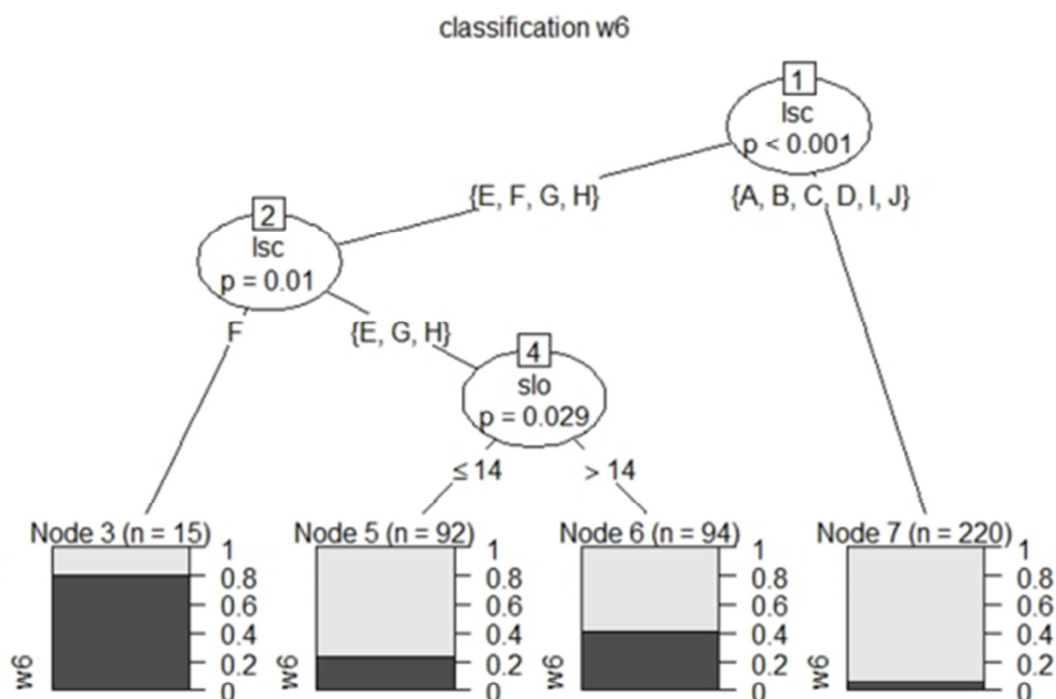


Figure SI1F : Conditional Tree obtained with the 7 main variables selected by RF for W6 using the 421 soil cores samples

Table SI 2: Soil Organic Carbon Stocks computed for the soil pits and composite soil cores using pedo-transfert functions for bulk density (Benites et al. 2007 : BLD1 = model 5 using %Clay, %C and Σ base ; BLD2 = model 6 using only %Clay and %C) –values for horizons 20-40 that have not been analyzed on soil cores composites were interpolate using the underlying horizon ($SOC_{20-40} = 1,4682 * SOC_{40-60} - 0,1564$ - calibrated on complete profiles).

Sample	Horizon	%Clay	%C	Σ base (meq.100g)	BLD 1 (g.cm ⁻³)	BLD 2 (g.cm ⁻³)	CRF (%)	SOC (t.ha ⁻¹)
HM	0-20	55,20	2,57	0,89	1,03	1,06	-	54,56
HM	40-60	60,60	1,05			1,17	-	24,60
HM	60-80	62,80	0,80			1,18	-	18,92
HM	80-100	61,90	0,64			1,20	-	15,38
SP	0-20	50,20	2,70	0,68	1,04	1,07	-	58,04
SP	20-40	55,60	1,60			1,15	-	36,70
SP	40-60	59,50	1,19			1,16	-	27,71
SP	60-80	64,00	0,81			1,18	-	19,05
SP	80-100	61,60	0,64			1,20	-	15,40
PA	0-20	60,00	2,49	0,62	1,02	1,04	-	52,03
PA	40-60	63,40	1,07			1,16	-	24,73
PA	60-80	66,80	0,81			1,16	-	18,82
PA	80-100	69,00	0,76			1,16	-	17,56
CA	0-20	65,80	2,48	0,63	0,99	1,02	-	50,42
CA	40-60	64,60	1,17			1,14	-	26,69
CA	60-80	67,80	0,89			1,15	-	20,46
CA	80-100	65,70	0,77			1,17	-	18,03
ITO	0-20	52,60	3,93	1,45	0,91	0,95	-	74,84
ITO	40-60	58,20	1,47			1,15	9,50	30,48
ITO	60-80	44,40	1,19			1,24	4,50	28,18
TOP	0-20	58,70	2,68	1,89	1,01	1,03	9,10	50,38
TOP	40-60	65,10	0,69			1,18	17,20	13,50
TOP	60-80	60,90	0,64			1,21	12,80	13,47
TOP	80-100	61,80	0,55			1,21	6,80	12,41
TR	0-20	16,00	1,25	0,64	1,36	1,38	-	34,41
TR	20-40	24,44	0,48			1,40	10,10	12,11
TR	40-60	24,20	0,43			1,41	11,90	10,68
TR	60-80	28,20	0,33			1,40	-	9,23
TR	80-100	29,70	0,28			1,40	-	7,81
WA	0-20	8,20	0,92	0,46	1,43	1,45	-	26,59
WA	40-60	11,20	0,37			1,48	-	10,95
WA	60-80	15,50	0,24			1,47	-	7,05
WA	80-100	16,60	0,21			1,47	6,90	5,74
RE	0-20	34,20	1,92	0,68	1,20	1,23	14,10	40,41
RE	40-60	38,40	1,22			1,27	-	30,91
RE	60-80	44,50	0,86			1,27	11,30	19,36
RE	80-100	40,10	0,73			1,30	12,50	16,64
EB	0-20	25,52	2,51	0,39	1,18	1,22	-	61,01
EB	40-60	28,85	0,71			1,36	-	19,32
EB	60-80	28,12	0,51			1,38	-	14,10
EB	80-100	28,74	0,43			1,39	-	11,92
BE	0-20	31,85	1,53	0,43	1,25	1,27	-	38,92
BE	40-60	47,00	0,44			1,29	-	11,39
BE	60-80	44,26	0,39			1,31	-	10,24
BE	80-100	44,11	0,29			1,32	-	7,67
AI	0-20	22,68	1,45	0,40	1,30	1,32	-	38,42
AI	40-60	30,71	0,56			1,36	-	15,29
AI	60-80	29,10	0,43			1,38	-	11,91

Sample	Horizon	%Clay	%C	Σ base (meq.100g)	BLD 1 (g.cm ⁻³)	BLD 2 (g.cm ⁻³)	CRF (%)	SOC (t.ha ⁻¹)
AI	80-100	31,12	0,34			1,38	-	9,40
CP	0-20	48,37	3,53	0,61	0,97	1,01	29,30	50,38
CP	40-60	21,19	0,54			1,41	-	15,27
CP	60-80	15,84	0,43			1,45	-	12,48
CP	80-100	8,55	0,20			1,51	-	6,03
YA	0-20	25,88	1,48	0,48	1,29	1,31	-	38,66
YA	40-60	36,98	0,47			1,34	-	12,61
YA	60-80	40,19	0,38			1,33	8,50	9,27
YA	80-100	44,15	0,27			1,32	-	7,15
Aca1	0-10	33,00	2,12	0,40	1,19		-	25,14
Aca1	10-35	39,10	1,52	0,20	1,21		1,00	45,67
Aca1	35-70	46,90	0,67	0,20	1,26		2,00	28,96
Aca1	70-125	57,60	0,52	0,20	1,22		5,00	33,19
Aca1	125-150	58,50	0,57	0,40	1,21		-	17,29
Aca3	0-10	31,00	2,44	0,60	1,17		5,00	27,02
Aca3	10-35	41,60	1,54	0,40	1,20		20,00	36,99
Aca3	35-85	57,80	0,66	0,40	1,21		20,00	31,89
Aca3	85-125	58,20	0,41	1,00	1,24		5,00	19,25
Aca3	125-145	57,70	0,35	1,30	1,25		2,00	8,55
Baf2	0-5	21,40	2,26	0,60	1,23		2,00	13,64
Baf2	5-22,5	24,60	1,03	0,20	1,34		-	24,07
Baf2	22,5-40	26,70	0,75	0,10	1,35		2,00	17,39
Baf2	40-60	33,80	0,68	0,20	1,32		10,00	16,21
Baf2	60-112,5	40,70	0,39	0,10	1,32		20,00	21,59
Baf2	112,5-170	34,50	0,20	0,10	1,37		5,00	14,95
Baf1	0-10	14,90	1,37	0,50	1,35		2,00	18,16
Baf1	10-30	19,90	0,89	0,20	1,37		2,00	23,95
Baf1	30-60	23,30	0,58	0,10	1,39		2,00	23,64
Baf1	60-107,5	26,40	0,33	0,20	1,40		2,00	21,45
Baf1	107,5-150	21,30	0,23	0,20	1,43		50,00	7,00
Baf1	150-170	17,70	0,11	0,20	1,46		10,00	2,89
Cou1	0-8	32,80	2,77	0,50	1,12		-	24,88
Cou1	8-20	40,60	1,58	0,30	1,20		-	22,78
Cou1	20-50	45,00	1,22	0,40	1,22		-	44,51
Cou1	50-90	48,70	0,71	0,30	1,25		-	35,44
Cou1	90-120	53,40	0,55	0,20	1,24		-	20,45
Saue	0-5	29,50	2,14	0,40	1,20		3,00	12,47
Saue	5-10	33,10	1,50	0,30	1,25		3,00	9,07
Saue	10-35	41,10	1,09	0,30	1,25		3,00	32,98
Saue	35-60	48,50	0,78	0,20	1,24		3,00	23,47
Saue	60-85	46,10	0,41	0,20	1,29		3,00	12,83
Saue	85-140	14,10	0,17	0,20	1,47		5,00	13,09
Mgn1	0-7,5	62,00	4,73	0,60	0,78		20,00	22,18
Mgn1	7,5-32,5	84,30	2,59	0,30	0,88		5,00	54,24
Mgn1	32,5-90	79,30	0,95	0,10	1,07		5,00	55,49
Mgn1	90-130	58,50	0,90	0,10	1,18		10,00	38,18
Mgn1	130-180	31,30	0,66	0,10	1,34		10,00	39,75
Par2	0-5	30,50	6,78	1,70	0,74		-	25,16
Par2	5-17,5	35,90	2,58	0,40	1,13		40,00	21,78
Par2	17,5-77,5	46,90	1,20	0,20	1,21		20,00	69,52
Par2	77,5-100	59,60	0,69	0,30	1,20		40,00	11,13
Par2	100-170	55,00	0,18	0,20	1,27		35,00	10,39
Par2	170-200	46,10	0,11	0,10	1,32		10,00	3,92
Saua	0-5	62,20	3,71	0,50	0,88		-	16,36
Saua	5-17,5	68,60	2,14	0,20	1,00		-	26,87

Sample	Horizon	%Clay	%C	Σ base (meq.100g)	BLD 1 (g.cm ⁻³)	BLD 2 (g.cm ⁻³)	CRF (%)	SOC (t.ha ⁻¹)
Saua	17,5-35	72,10	1,31	0,10	1,07		-	24,51
Saua	35-60	76,00	0,87	0,10	1,09		-	23,79
Saua	60-80	80,70	0,52	0,20	1,11		-	11,50
Saua	80-105	80,20	0,45	0,20	1,12		-	12,55
Saua	105-130	82,50	0,46	0,20	1,10		-	12,68
Tib2	0-15	66,40	6,20	0,70	0,61		20,00	45,63
Tib2	15-40	78,70	3,16	0,30	0,85		20,00	53,89
Tib2	40-60	84,10	1,79	0,40	0,96		10,00	31,04
Tib2	60-100	84,70	1,14	0,20	1,02		20,00	37,36
Tib2	100-130	70,10	0,74	0,20	1,14		40,00	15,14
Tib2	130-180	66,10	0,60	0,10	1,17		40,00	21,06
NouP	0-5	65,50	3,75	2,30	0,87		10,00	14,76
NouP	5-17,5	52,50	2,16	0,60	1,09		20,00	23,46
NouP	17,5-40	78,90	1,02	0,50	1,07		20,00	19,59
NouP	40-120	82,30	0,45	0,40	1,11		30,00	27,88
NouP	120-160	77,20	0,25	0,50	1,15		20,00	9,22
NouP	0-5	56,10	4,16	0,60	0,87		2,00	17,69
NouP	5-10	59,80	2,40	0,30	1,02		2,00	12,03
NouP	10-45	66,30	0,81	0,20	1,15		2,00	31,92
NouP	45-125	79,50	1,29	0,10	1,03		50,00	53,37
NouP	125-150	82,40	0,61	0,10	1,09		60,00	6,64
MgnI	0-10	68,60	3,19	0,10	0,90		40,00	17,20
MgnI	10-30	66,40	2,15	-	1,01		40,00	26,14
MgnI	30-55	80,40	1,81	-	0,98		25,00	33,16
MgnI	55-75	81,60	1,92	-	0,96		10,00	33,18
MgnI	75-115	77,20	1,93	-	0,98		50,00	37,87
MgnJ	0-10	72,70	2,10	0,10	0,99		10,00	18,66
MgnJ	10-20	76,10	1,64	0,10	1,02		10,00	15,00
MgnJ	20-40	79,50	1,60	0,10	1,00		30,00	22,47
MgnJ	40-80	79,30	1,60	0,10	1,00		60,00	25,71
MgnJ	80-100	78,40	1,65	-	1,00		80,00	6,62
MgnJ	100-150	70,20	1,53	-	1,06		80,00	16,16
Qua1	0-10	12,50	2,30	0,70	1,27		-	29,27
Qua1	10-32,5	12,40	0,57	0,20	1,44		20,00	14,80
Qua1	32,5-87,5	15,40	0,42	0,20	1,44		5,00	31,66
Qua1	87,5-137,5	3,90	0,05	0,20	1,54		5,00	3,65
Cou3	0-10	25,70	1,99	0,60	1,24		-	24,62
Cou3	10-25	28,10	1,17	0,50	1,31		-	22,92
Cou3	25-47,5	29,00	0,94	0,40	1,32		50,00	14,00
Cou3	47,5-60	36,90	0,65	0,30	1,31		-	10,67
Cou3	60-100	41,60	0,47	0,30	1,31		-	24,58
Cou3	100-160	27,20	0,23	0,50	1,40		-	19,39
Par5	0-5	14,70	2,44	0,60	1,25		-	15,21
Par5	5-12,5	13,20	1,87	0,60	1,31		-	18,39
Par5	12,5-32,5	20,90	0,80	0,20	1,38		40,00	13,22
Par5	32,5-52,5	27,30	0,41	0,10	1,38		7,00	10,55
Par5	52,5-100	31,90	0,25	0,10	1,38		2,00	16,02
Par5	100-150	17,30	0,11	0,10	1,46		2,00	7,89
Par6	0-7,5	12,60	0,79	0,10	1,42		-	8,41
Par6	7,5-17,5	11,70	0,40	-	1,46		-	5,85
Par6	17,5-35	17,00	0,40	-	1,44		12,00	8,84
Par6	35-65	31,30	0,69	-	1,33		25,00	20,72
Par6	65-90	28,60	0,79	-	1,34		35,00	17,18
Par6	90-125	16,20	0,73	-	1,41		35,00	23,35
Par6	125-150	19,90	0,75	-	1,39		35,00	16,89

Sample	Horizon	%Clay	%C	Σ base (meq.100g)	BLD 1 (g.cm ⁻³)	BLD 2 (g.cm ⁻³)	CRF (%)	SOC (t.ha ⁻¹)
Rég1	0-17,5	28,00	2,16	0,60	1,21		-	45,68
Rég1	17,5-40	31,00	0,87	0,20	1,32		40,00	15,50
Rég1	40-75	44,70	0,56	0,20	1,28		20,00	20,10
Rég1	75-150	37,60	0,26	0,20	1,35		90,00	2,63
Rég2	0-10	14,90	2,78	0,80	1,21		2,00	33,06
Rég2	10-40	22,70	1,11	0,30	1,34		60,00	17,82
Rég2	40-115	31,50	0,46	0,20	1,36		40,00	28,11
Rég2	115-150	38,80	0,33	0,20	1,33		60,00	6,17
Cri7	0-5	56,90	5,21	1,10	0,76		-	19,87
Cri7	5-15	59,60	2,83	0,50	0,98		20,00	22,25
Cri7	15-50	37,70	0,52	0,10	1,32		30,00	16,82
Cri7	50-70	10,50	0,06	0,10	1,50		5,00	1,71
Cri7	70-150	7,40	0,02	0,10	1,52		30,00	1,70
Cri7	150-150	8,50	0,09	0,10	1,51		-	-
Lau1	0-10	6,10	8,94	3,20	0,66		-	58,96
Lau1	10-22,5	2,40	1,58	0,30	1,39		-	27,50
Lau1	22,5-50	2,10	0,23	0,10	1,53		-	9,66
Lau1	50-80	1,90	0,02	0,10	1,55		-	0,93
Lau1	80-150	2,10	0,01	0,10	1,55		-	1,08
Lau1	150-150	-	0,01	0,10	1,56		-	-
Par7	0-7,5	10,60	0,78	0,10	1,43		-	8,36
Par7	7,5-20	9,50	0,32	-	1,48		-	5,92
Par7	20-45	12,10	0,25	-	1,47		2,00	9,03
Par7	45-72,5	17,40	0,42	-	1,43		50,00	8,26
Par7	72,5-150	11,60	0,47	-	1,46		40,00	31,80
Qua2	0-10	4,80	1,72	0,60	1,37		-	23,54
Qua2	10-32,5	0,10	0,36	0,20	1,53		-	12,35
Qua2	32,5-70	0,10	0,02	0,10	1,56		50,00	0,58
Qua2	70-75	2,10	0,31	0,20	1,52		25,00	1,77
Qua2	75-100	1,50	0,15	0,20	1,54		90,00	0,58
Wak2	0-10	18,50	2,06	0,40	1,26		-	26,05
Wak2	10-45	15,70	1,15	0,30	1,37		-	55,09
Wak2	45-75	28,30	0,45	0,10	1,37		46,00	10,02
Wak2	75-95	34,00	0,25	0,20	1,37		-	6,83
Wak2	95-150	25,20	-	-	1,43		-	-
Wak4	0-20	10,70	1,17	0,30	1,39		-	32,57
Wak4	20-45	10,80	0,39	0,10	1,47		-	14,31
Wak4	45-60	16,70	0,19	0,20	1,46		-	4,16
Wak4	60-95	24,00	0,19	0,20	1,42		-	9,46
Wak4	95-130	27,60	0,12	0,30	1,41		-	5,93
Wak4	130-145	35,20	0,80	-	1,30		-	15,65

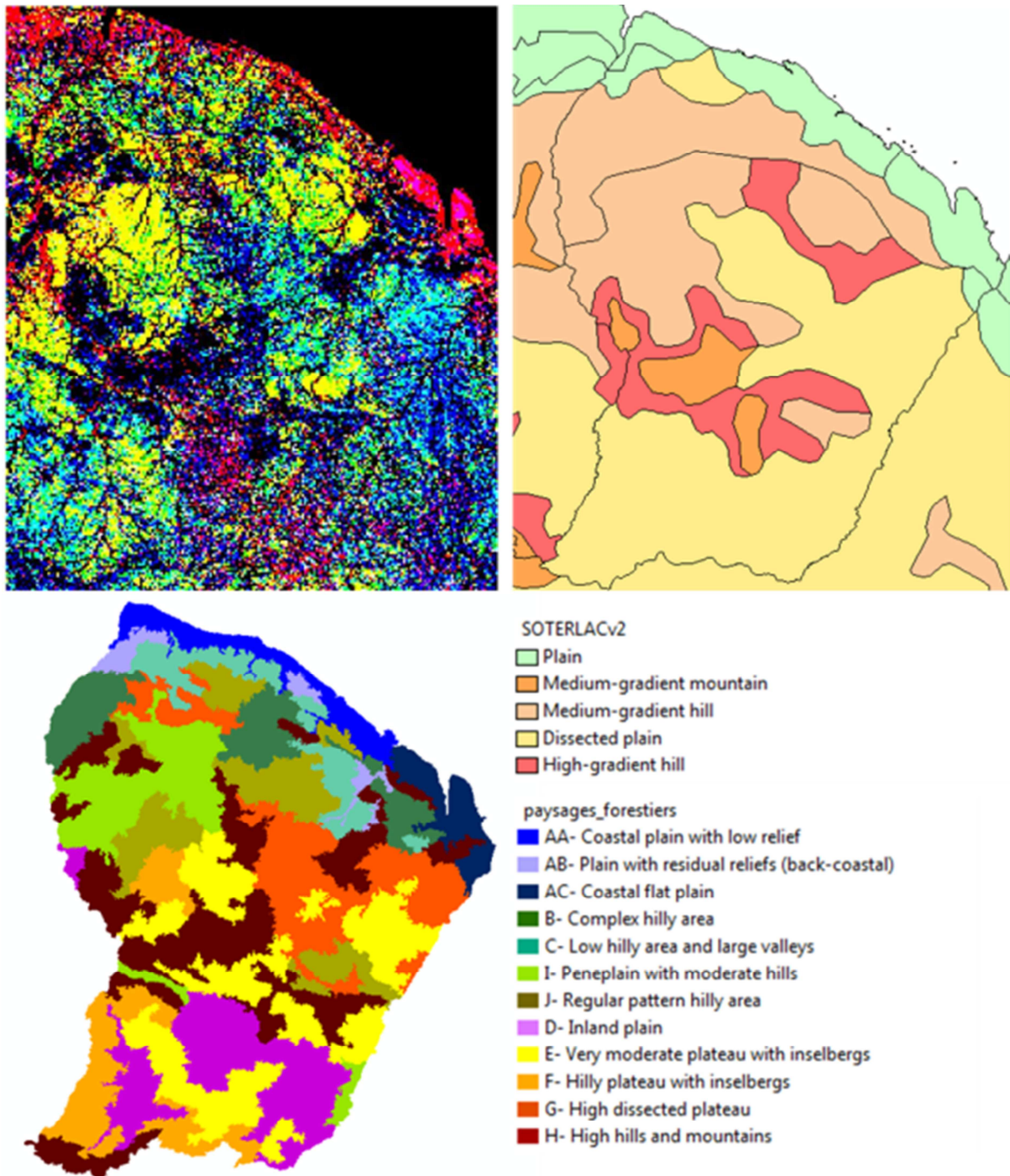


Figure SI 5: Geomorphological classifications for the French Guiana at the regional scale as proposed by SOTERLAC 2.0 (up right), as obtained with FOTO classification method (up left) and compared with the geomorphological landscapes map used in this study (below).

727

728

729

Annexes

Annexe F :

Guitet S, Freycon V. Compte-rendu de la mission pédologique sur le site de la Waki (2014). A paraître dans les *Cahiers Scientifiques du Parc Amazonien de Guyane*

Compte-rendu de la mission pédologique sur le site Waki

Stéphane Guitet – Vincent Freycon

2014

Compte-rendu définitif rédigé en novembre 2014 par S. Guitet (ONF-INRA) en collaboration avec V. Freycon (CIRAD) suite à l'ouverture des fosses pédologiques en avril 2014 sur le site de la Waki



Contenu

1	Contexte et objectifs	2
2	Matériel et méthode	3
2.1	Choix de l'emplacement des fosses	3
2.2	Ouvertures des fosses	5
2.3	Description des fosses	5
2.4	Analyses physico-chimiques	5
3	Résultats et discussions	6
3.1	Synthèse des analyses descriptives	6
3.1.1	Hydromorphie et djougoun-pétés :	6
3.1.2	Eléments grossiers et line-stone :	8
3.1.3	Fonctionnement des sols à djougoun-pété :	11
3.2	Synthèse des analyses physico-chimiques	13
3.3	Analyse isotopique du carbone organique	15
4	Synthèse	16
5	Conclusions	17
6	Bibliographie citée	18
7	Annexes	19
7.1	Description des fosses sur le terrain	19
7.1.1	Habitats – Waki – Fosse 1	19
7.1.2	Habitats – Waki – Fosse 2	25
7.1.3	Habitats – Waki – Fosse3	32
7.1.4	Habitats – Waki – Fosse 4	39
7.2	Analyses physico-chimiques et rattachement au WRB	46
7.2.1	Profil : Waki2	46
7.2.2	Profil : Waki4	48
7.2.3	Analyses partielles : Waki1 et 3	50

1 Contexte et objectifs

Au cours du programme HABITATS, un habitat particulier a été mis en évidence sur le bassin de la Waki (mission d'octobre 2010 – annexe 1). Cet habitat se caractérise par la dominance des quelques essences forestières habituellement peu fréquentes (*Ecclinusa spp.*, *Parinari campestris*, *Tachigali spp....*), une canopée très ouverte et un sol fréquemment couvert de **djougoung-pété**, micro-dépressions d'un mètre de diamètre sur 30 à 50 cm de profondeur, parfois remplis d'eau en saison des pluies.

Ces **djougoung-pété**, déjà décrits sur quelques sites très localisés dans le Nord de la Guyane comme sur crique Grégoire dans le bassin de la Sinnamary, seraient liés d'après Blancaneaux (1973) à des sols très limoneux et peu perméables et résulteraient d'anciens chablis dont les traces seraient plus rémanentes dans ce milieu. Fritsch et collègues (1986) relient ces **djougoung-pété** aux systèmes amonts transformant – c'est-à-dire à des couvertures pédologiques mal drainées en rapide évolution. Ils expliquent leur rémanence dans le sol par la forte activité d'érosion chimique favorisée par l'engorgement temporaire des sols à l'origine de fortes pertes de matières particulièrement à l'aplomb des chablis.

Les **djougoung-pété** très abondants dans le bassin de la Waki sont-ils le symptôme d'une couverture pédologique en déséquilibre, en cours d'appauvrissement et d'amincissement par elluvionnement ou sont-ils les reliques d'une dynamique passée ? Se développent-ils sur des sols particuliers dont les caractéristiques pourraient expliquer les formations végétales exceptionnelles rencontrées sur la Waki ou ce faciès particuliers est-il la conséquence d'autres influences (climatiques, perturbations, héritage biogéographique...) ? L'objectif poursuivi lors de cette nouvelle mission est d'approfondir le diagnostic pédologique et les relations sol-végétation sur ce site afin de tester ces différentes hypothèses.

2 Matériel et méthode

2.1 Choix de l'emplacement des fosses

Lors de la première mission HABITATS, 26 sondages avaient été effectués à la tarière le long des quatre layons ouverts, mettant en évidence des sols de deux catégories (Figure 1) :

- Majoritairement des arenosols (sols de type 1 d'après notre classification), caractérisés par une importante phase sableuse ($S > 80\%$), une couleur claire, très pauvre en base échangeable et en phosphore ($CEC < 4\text{meq}$, $P < 100\text{mg/kg}$) et un drainage ralenti ou latéral favorisé par la présence d'un horizon argique.
- Minoritairement, des ferralsols à tendance sableuse ($S \approx 50\%$) de couleur jaune à faible CEC ($CEC 6-8\text{meq}$), à drainage ralenti ou latéral.

Sur cette base, nous avons pré-positionné l'emplacement de trois fosses, associées à 3 placettes botaniques installées par l'équipe IRD de D. Sabatier (Figure 2). Ces emplacements ont été décidés en fonction (i) de la densité de **djougoung-pété** en surface ; (ii) du dénivelé par rapport au niveau de base (écoulement des criques) ; (iii) du signal d'images satellites semblant correspondre à l'abondance du *Parinari campestris*, essence dominante de l'étage supérieur sur le secteur. Nous avons donc visé :

- Une fosse sur zone à forte densité de **djougoung-pété** en position sommitale à 2,7km sur le layon B – fosse F1 à l'emplacement de la placette WAK-2 ;
- Une fosse sur zone à faible densité de **djougoung-pété** en position sommitale et à signature spectrale correspondant à une forte densité de *Parinari campestris* d'après les inventaires forestiers à 1km sur le layon C – fosse F4 à l'emplacement de la placette WAK-1 ;
- Une fosse sur zone de bas-fond, initialement prévue à l'entrée du layon B et décalée à 1,6km sur le layon B dans un bas-fond plus large et plus marqué – fosse F3 à l'emplacement de la placette WAK-3.
- Une fosse supplémentaire a été ajoutée, dans une zone à forte densité de djougoun-pété et à un dénivelé intermédiaire entre les positions sommitales et la position de bas-fond – fosse F2 à 2.2km sur le layon B - afin de compléter la topo-séquence (Figure 3).

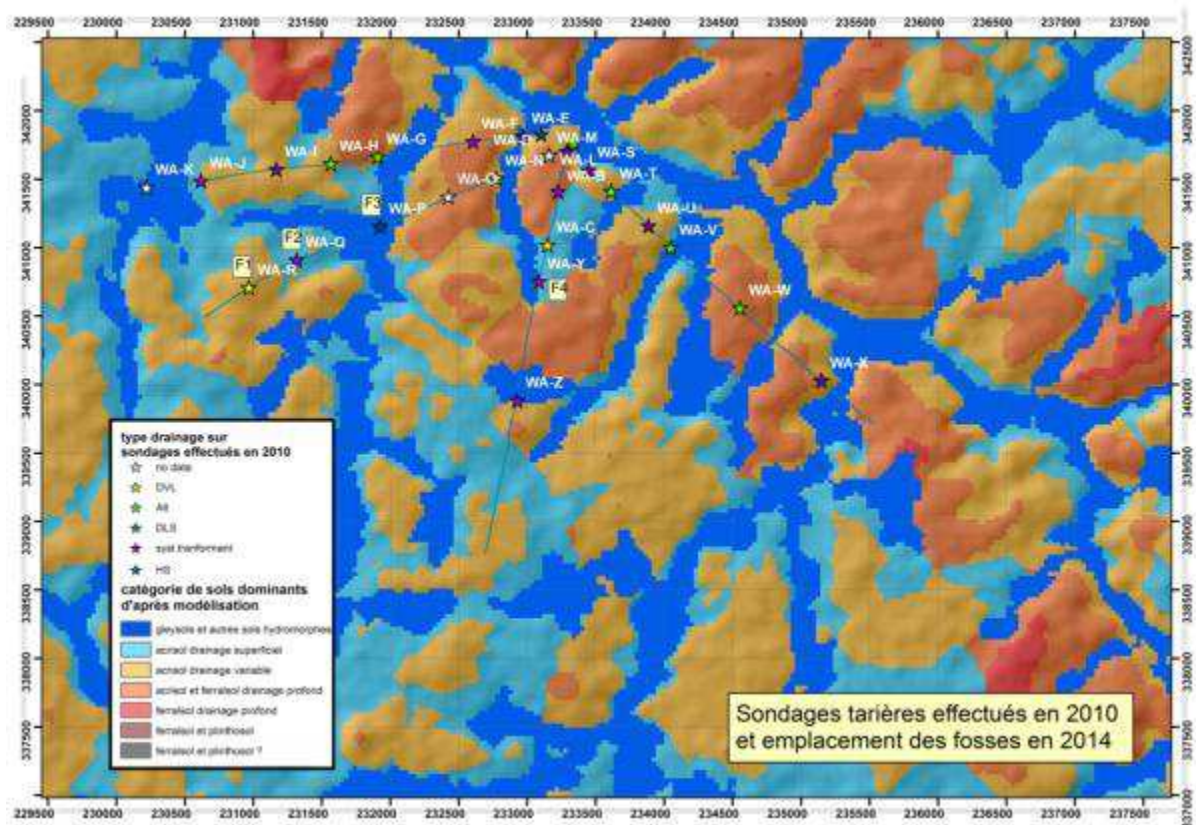


Figure 1 : emplacement des fosses ouvertes lors de la mission 2014 relativement aux sondages effectués en 2010 et au modèle de distribution du sol en cours de développement

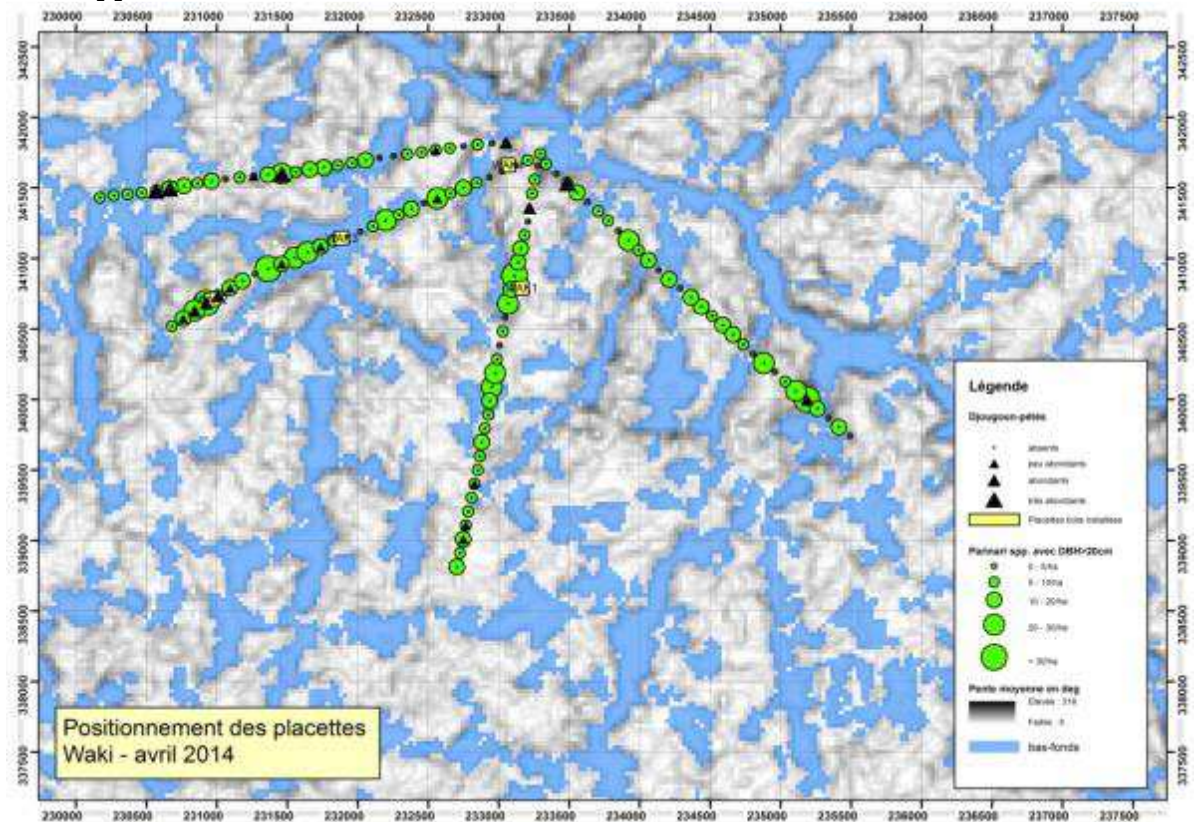


Figure 2 : emplacement des placettes botaniques relativement à l'abondance des djougoun-pété et de l'abondance des funguti koko relevés lors de la mission 2010.

2.2 Ouvertures des fosses

Les 4 fosses, nommées Waki-F1, Waki-F2, Waki-F3 et Wali-F4 ont été ouvertes par la même équipe constituée de Vincent Bezard, Olivier Brunaux et Stéphane Guitet. La description de chaque fosse a été effectuée le même jour que son ouverture. Les fosses ont été creusées jusqu'à 1,50 m de profondeur sauf Waki-F3, dont l'ouverture a été limitée à 1,20 m du fait de la rencontre d'une nappe.

Dans les zones à djougoung-pété, les fosses ont été ouvertes de façon à ce qu'une des faces décrites recoupe un djougoung-pété et qu'une deuxième face décrite soit totalement en dehors des djougoung-pétés.

Dans chaque fosse, nous avons prélevé un échantillon de 500g représentatif de chaque horizon (deux échantillons sur les deux horizons les plus épais >50cm) pour analyses physico-chimiques en laboratoire, afin de pouvoir raccrocher ces profils à la classification internationale WRB2014. Des échantillons complémentaires de 250g ont été récoltés systématiquement à 5cm, 10-15cm, 20-25cm, 30-35cm, 40-45cm, 50-55cm, 60-65cm, 70-75cm, 80-85cm, 90-95cm, 100-110cm, 120-130cm, 140-150cm sur chaque fosse pour analyse de δC^{13} afin de détecter une éventuelle phase de savanisation du milieu au cours des 10 derniers millénaires.

Un sondage tarière a été réalisé sur la placette botanique supplémentaire (WAK-4 de 0.5ha), déjà caractérisée par les sondages WAK-L et WAK-M de 2010, afin de vérifier l'homogénéité de sa couverture pédologique.

2.3 Description des fosses

Pour la description des fosses, nous avons suivi le guide d'aide à la description des sols rédigé par V Freycon et F Brouwers (mars 2014). Des fiches de descriptions type ont été utilisées (voir annexe 2). De nombreuses photographies ont été effectuées en compléments à différentes échelles (profil total, horizon par horizon, sur échantillons) afin de permettre une validation des diagnostics à posteriori par V Freycon sur la base des observations effectuées, des échantillons secs rapportés, et des photographies in situ.

2.4 Analyses physico-chimiques

Les analyses physico-chimiques sont réalisées par le laboratoire du CIRAD à Montpellier et les échantillons pour analyse du $\delta^{13}C$ sont envoyés au laboratoire INRA de Nancy suivant les mêmes protocoles que ceux utilisés par V. Freycon pour les sols du réseau GUYAFOR.

Les analyses granulométriques de la terre fine et les mesures de la matière organique ont été effectuées sur toutes les fosses. Les analyses de pH et autres analyses chimiques (complexe d'échange, éléments totaux) ont été réalisées sur les fosses 2 et 4 seulement.

L'analyse $\delta^{13}C$ a été réalisée sur la fosse 1 uniquement.

3 Résultats et discussions

Les descriptions des 4 fosses réalisées sur le terrain sont disponibles annexe 1.

Les résultats des analyses physico-chimiques sont consultables en annexe 2.

3.1 Synthèse des analyses descriptives

Les quatre solums décrits présentent plusieurs dénominateurs communs :

- Une matrice à tendance sableuse ;
- Un sol à structure faible à modérée polyédrique anguleuse ou sub-anguleuse ;
- Un horizon supérieur poreux sur des horizons inférieurs plus compacts de différentes natures ;
- Des taches d'hydromorphies dans les horizons supérieurs et/ou inférieurs ;
- La présence de quartz et/ou de pisolithes – peu abondants dans les fosses 1 et 4 mais très abondants dans certains horizons des fosses 2 et 3 ;

Les fosses se distinguent par leur variation de couleur, la position, l'intensité et l'abondance des taches d'hydromorphie dans le profil, la taille des sables constituant la matrice, la nature et la profondeur des horizons compacts (peu poreux) dans le profil, l'épaisseur de l'horizon brun de surface (voir Fig. 4 et 5 et annexe 1).

3.1.1 Hydromorphie et djougoun-pétés :

L'originalité de ces profils réside essentiellement en la présence de djougoun-pétés plus ou moins denses et profonds et en l'observation d'une hydromorphie marquée malgré une texture à dominante globalement sableuse (Figure 5).

- Dans le profil 1 situé au sommet des modelés, elle est peu marquée et limitée aux horizons de surface [0-30cm]. Le reste du profil est exempt de tâches. Cette hydromorphie de surface se manifeste aussi par la présence de djougoun-pétés remplis d'eau voisins de djougoun-pété secs sur le même niveau, ce qui confirme le caractère peu perméable de ce sol malgré une texture sableuse.
- Dans le profil 4 situé sur faible pente dans la moitié supérieur du modelé, l'hydromorphie apparaît au contraire en profondeur alors que l'horizon de surface [0-30cm] en est exempt. Un horizon argileux à partir de 120 cm. Alors que l'eau s'évacue facilement de la surface grâce à la faible pente et à sa texture sableuse, elle semble moins bien circuler dans la partie inférieure du profil de moins en moins colorée en profondeur. Les nombreux résidus quartzeux y côtoient des tâches de couleur rouge indiquant une mobilisation du fer.
- Dans le profil 2 situé sur un replat dans la moitié inférieur du modelé, l'hydromorphie est généralisée. L'altérite limoneuse comportant des filons de quartz et de lithoreliques visibles, apparaît à partir de 75cm limitant la pénétration de l'eau et favorisant la stagnation de l'eau dans les 75 premiers cm. Là encore des djougoun-pétés secs côtoient des djougoun-pétés inondés indiquant une forte compacité de l'horizon intermédiaire [35-75cm] constitué de pisolithes centimétriques pour 50% de son volume.
- Enfin dans le profil 3 situé sur une terrasse quelques mètres au-dessus d'une crique, l'hydromorphie se manifeste par des tâches de décoloration au-dessus de 75cm auxquelles succèdent des tâches de précipitations dans un horizon totalement décoloré en-dessous de 75cm. Une nappe d'eau claire est présente à 120cm (remontant par capillarité jusqu'à moins d'1m lors de l'ouverture). A l'inverse, les djougoun-pétés sont secs.

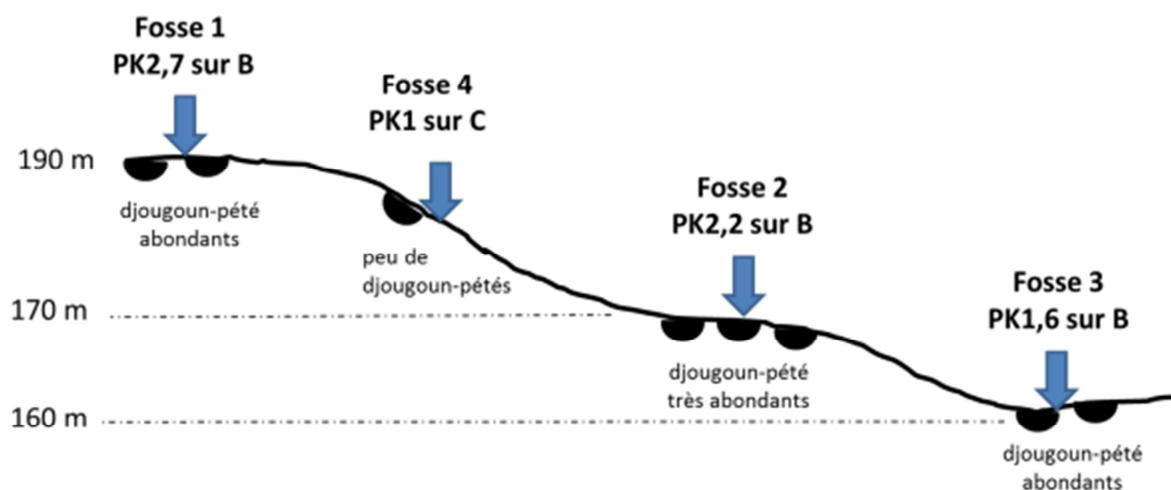


Figure 3 : Toposéquence suivie par les 4 fosses ouvertes sur le site de la Waki – les dénivelés ne dépassent pas 30m (190m à 160 m)



Figure 4 : Photographies des profils complets des quatre fosses (dans l'ordre de la toposéquence)

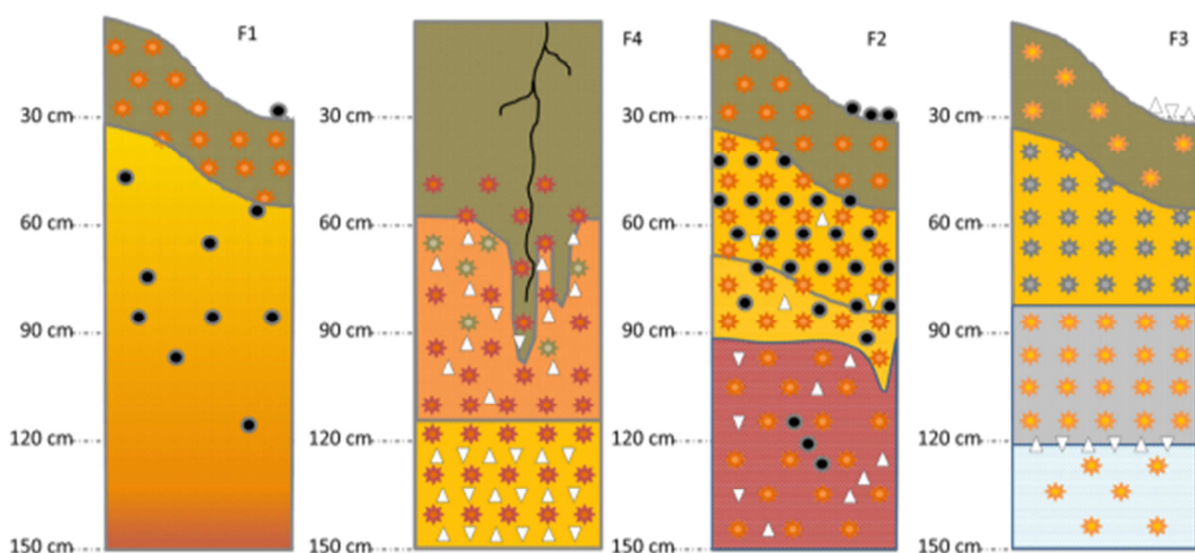


Figure 5 : Schéma des quatre profils positionnés sur la toposéquence – les étoiles de couleur indiquent des tâches d'hydromorphie, les ronds noirs indiquent des pisolithes et les triangles blancs des graviers de quartz.

L'intensité de l'hydromorphie et sa profondeur semblent donc suivre une gradation corrélée au dénivelé. La densité des djougoun-pétés semble pour partie liée à l'intensité de l'hydromorphie de surface aussi influencée par la pente :

- Dans la moitié inférieure du modelé (qui ne dépasse pas 30m de dénivelé), l'hydromorphie est généralisée, y compris dans les horizons superficiels plus poreux. Dans le cas du profil 2, du fait d'horizons très peu poreux à partir de 30cm et d'absence de pente, l'écoulement de l'eau est réduite tant latéralement que verticalement. Les djougoun-pétés sont nombreux et jouent le rôle de collecteurs plus ou moins efficaces selon l'importance de leur étanchéité. Dans le cas du profil 3, les horizons inférieurs sont plus poreux mais c'est la présence d'une nappe peu profonde et fluctuante qui participe à l'engorgement saisonnier des horizons de surface.
- Dans la moitié supérieure du modelé, l'hydromorphie de surface ne se manifeste qu'en absence de pente et disparaît dès qu'une faible pente (5-15%) est perceptible. Bien que la compacité des horizons intermédiaires ne paraisse pas exceptionnelle, l'écoulement vertical de l'eau semble insuffisant. En cas de légère pente, l'écoulement latéral est suffisant pour évacuer l'eau de surface mais n'empêche pas une stagnation progressive de l'eau en profondeur (cas du profil 4). En l'absence de pente, l'eau s'écoule préférentiellement dans les djougoun-pétés en circulant lentement dans l'horizon de surface.

3.1.2 Eléments grossiers et line-stone :

Les profils présentent deux types d'éléments grossiers dont l'abondance relative est très variable entre et au sein des profils.

Les graviers de quartz sont absents du profil 1 en haut de modelé ; ils sont nombreux à partir de 60cm dans le profil 4 sur pente faible dans la moitié supérieur du modelé ; ils sont peu nombreux dans le profil 2 situé un peu plus bas et n'apparaissent qu'à partir de 90cm ; sur le profil 3 proche de la crique, ils forment un lit concentré à 120cm de profondeur, correspondant à un niveau de circulation d'eau libre. Sur quelques graviers, le quartz est encore accompagné d'autres minéraux rose (feldspath ?) et encore plus rarement accolé à une concrétion ferrugineuse. De par leur position relative et leur forme anguleuse non émoussée, ils semblent avoir une origine autochtone et ne pas provenir d'un dépôt alluvionnaire mais plutôt de la désagrégation de la roche-mère de nature mal cernée (complexe Tonalite, Tronjhémites, Granodioritique).

Les pisolithes sont peu nombreux et se mélangent à de la lithoreliques dans le profil 1 ; ils sont absents du profil 4 sur pente faible et du profil 3 proche de la crique ; ils sont hyper-concentrés entre 30cm et 75cm de profondeur dans le profil 2 en position intermédiaire. Leur forme est ronde et très régulière. On trouve rarement des pisolithes accolés les uns aux autres y compris dans l'horizon du profil 2 où ils sont les plus concentrés.

Dans le profil 2 entre [30-70cm] et dans le profil 1 entre [110 -120cm], les éléments grossiers constituent des «stone line» (horizons à forte concentration).

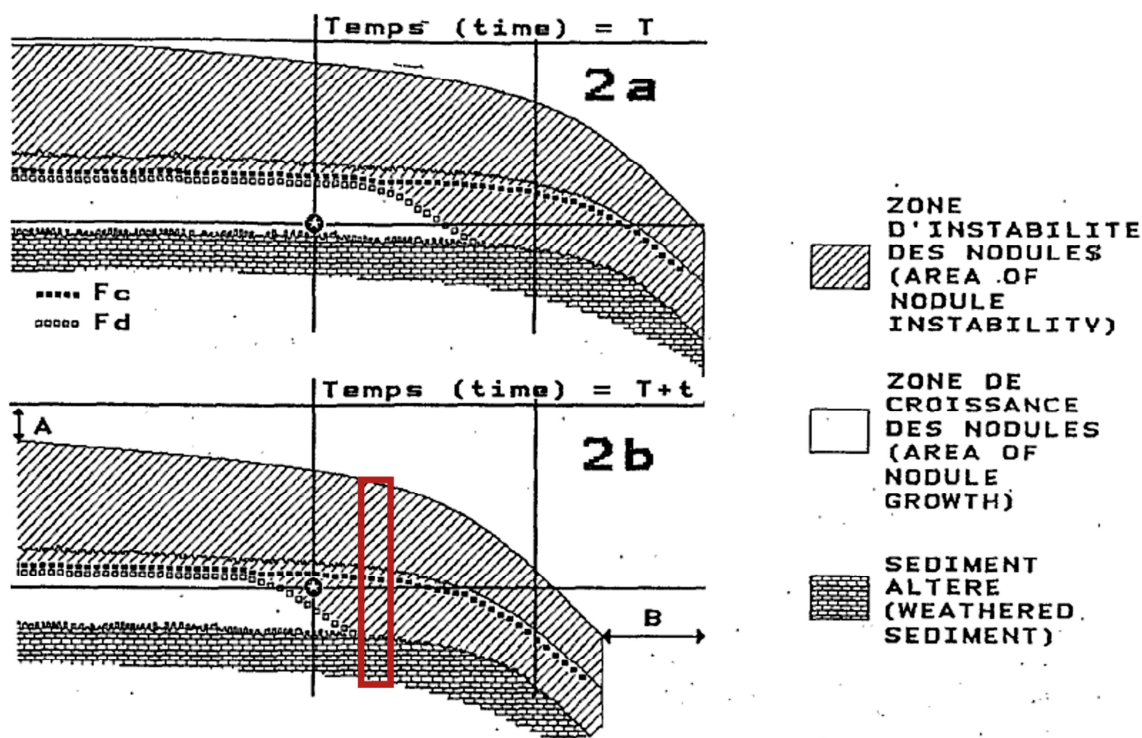


Fig. 2. — Schéma de l'évolution de la couverture pédologique, les axes sont référés au sédiment A : enfoncement de la couverture de sol; B : recul du versant, Fc : front de concentration des éléments grossiers; Fd : front de dissolution des nodules. Le matériau repéré par l'étoile se trouve au temps T dans la zone de croissance des nodules, puis au temps $T+t$ dans la zone d'instabilité des nodules.

Figure 6 : Schémas proposés par Lucas et collègues (1990) pour expliquer l'origine d'une stone line nodulaire : la stone line est coupée de ses origines par un enfoncement du front de dissolution par apparition d'une hydromorphie modérée – on peut supposer qu'un tel phénomène s'est déroulé au niveau du profil 2 (rectangle rouge).

La formation de «stone line» peut avoir différentes origines : des remontées biologiques, des transports mécaniques, une formation autochtone (Lucas et al., 1990). La «stone line» du profil 2, situé en bas de topo-séquence, est constituée exclusivement de pisolithes (nodules ronds) telle que celle décrite par Lucas et collègues (1990) à 5m de profondeur dans la région de Manaus sur un bas-plateau (Figure 6). Dans ce cas, les auteurs décrivent une «stone line» en cours de formation le long d'un front de concentration correspondant à la limite de la zone de dissolution : les concrétions se forment en profondeur par transformation de l'altérite dans des conditions favorables (alternance phases humides et sèches) et s'accumulent à l'interface entre horizons inférieurs compacts et horizon supérieur plus meuble, lors de l'enfoncement géochimique du sol.

Dans notre cas, la «stone line» épaisse et moins profonde, est accompagnée de tâches (ponctuations rouges) mais aucun horizon sous-jacent de transition présentant des nodules friables ou peu indurés n'est observé. La «stone line» repose directement sur un horizon jaune tacheté et sans éléments grossiers. Cette «stone line» n'est pas retrouvée dans le profil 3 situé à la base de la toposéquence. Il semble donc que l'on soit en présence d'une «stone line» autochtone aujourd'hui coupée de ses origines, telle qu'observée par Lucas et collègues sur la zone de versant : après une longue période de formation isolant des nodules indurés dans une «stone line» épaisse à faible profondeur, une modification des conditions pédoclimatiques (+ humide) a fait s'enfoncer le front de dissolution. Les tâches actuellement visibles ne semblent

pas liées à un processus de formation (pas de gradation entre pisolithes indurés et tâches) mais marqueraient l'activation d'une nouvelle phase de dissolution s'attaquant petit à petit aux pisolithes, situation cohérente avec l'hydromorphie de surface observée. La faible profondeur et l'épaisseur de la «stone line» laisse penser que l'épisode de formation des pisolithes est soit récent mais suffisamment long pour engendrer une quantité significative de pisolithes, soit plus ancien et suivi d'une phase érosive suffisamment forte pour ramener cette ligne en surface.

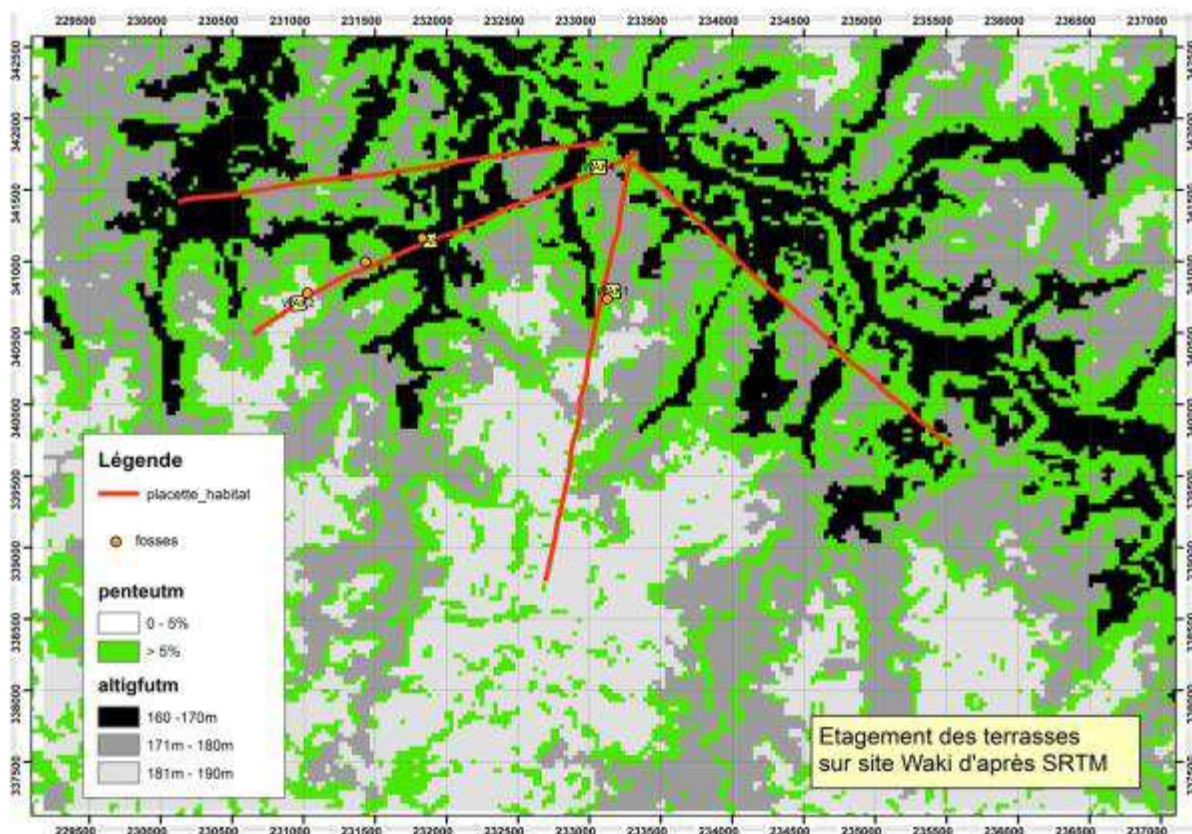


Figure 7 : carte topographique locale : les pentes >5% semblent se répartir préférentiellement autour de 170m et autour de 180m, délimitant une sorte de terrasse intermédiaire pouvant correspondre au niveau pisolithique

L'organisation des reliefs selon trois terrasses superposées semble supporter cette dernière hypothèse. En effet, la localisation des pentes modérées 5-15% semble marquer des ruptures autour de 170m et autour de 180m. La terrasse intermédiaire entre 170 et 180m, située entre le lit actuel des criques et le niveau supérieur des modelés, pourrait correspondre au niveau de concentration des pisolithes (Figure 7).

La présence d'une «stone line» quartzeuse observée plus profondément sur le profil 3 et d'une forte abondance de quartz dans le profil 4 supporte bien ces hypothèses. Dans le cas du profil 3 situé en base de modelé, une hydromorphie plus forte a pu totalement résorber les nodules ne laissant plus que les particules de quartz les plus dures - une érosion physique assez importante a entraîné leur concentration à l'interface des horizons supérieurs meubles et des horizons inférieurs plus limoneux selon le même processus de concentration que pour les pisolithes. Dans le profil 4, il n'y a pas de « stone line » mais une concentration relativement forte de quartz dans toute la partie inférieure du profil qui pourrait s'expliquer par l'érosion progressive du

versant et une migration du haut du modelé vers le bas stoppé par l'horizon de pisolithes. (Figure 8).

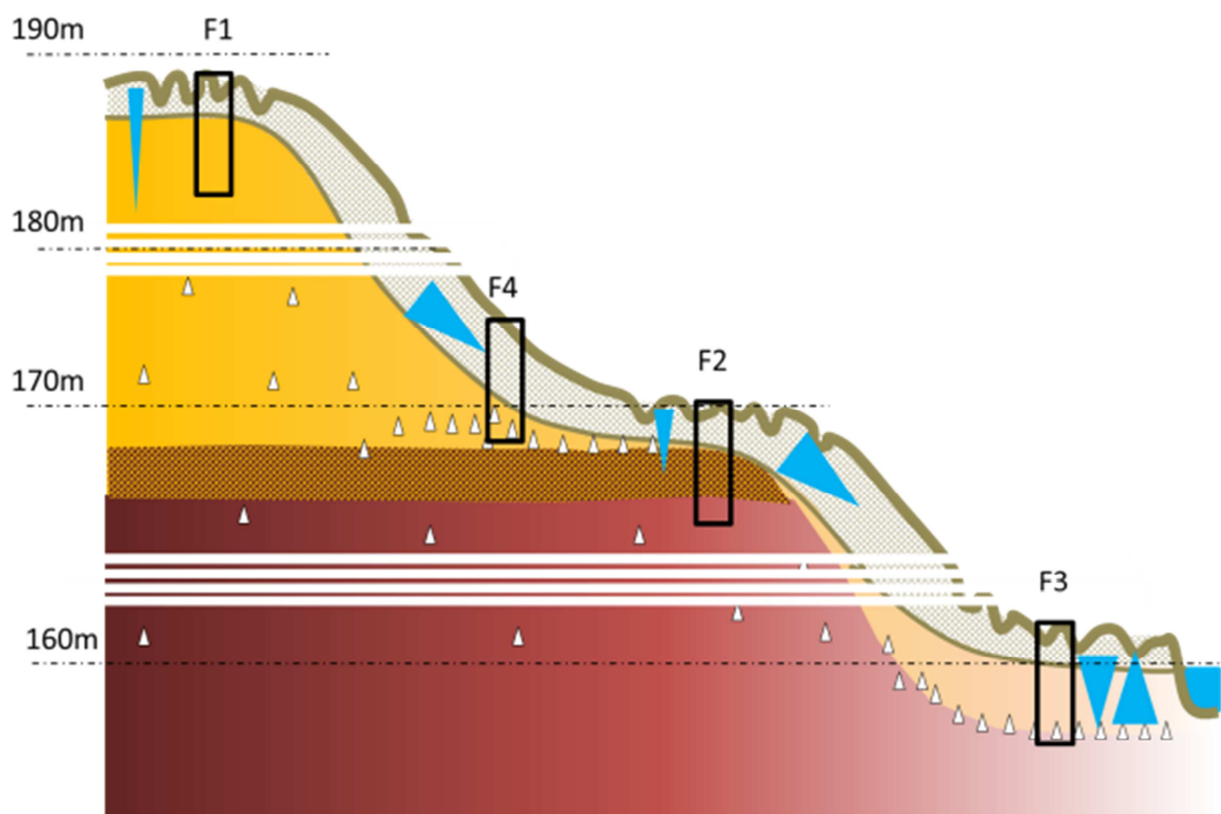


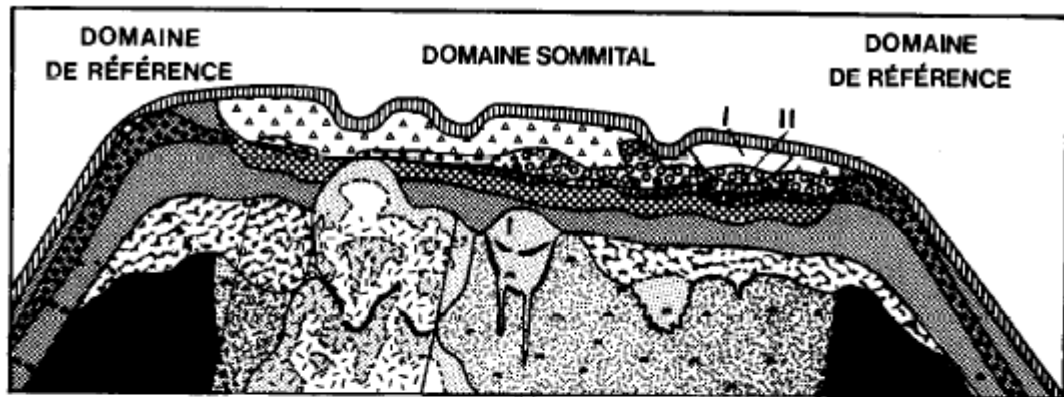
Figure 8 : proposition de reconstitution de la toposéquence - l'horizon pisolithique est indiqué en quadrillé brun et jaune, le quartz par des triangles, la saprolite par la couleur rouge – les flèches bleu indique l'intensité et le sens du drainage.

3.1.3 Fonctionnement des sols à djougoun-pété :

Plusieurs interprétations fonctionnelles de la présence de djougoun-pété ont été proposées précédemment :

- Blancaneaux en 1973 explique la présence des djougoun-pété dans le secteur de la crique Grégoire (sur granito-gneiss porphyroïde) par « *la chute des arbres qui ont un enracinement très superficiel, dans un horizon bien structuré, mais limité dès 40 cm de profondeur par un matériau nettement plus compact et imperméable. Cette limite a pour conséquence une instabilité relative des arbres; des vents modérés suffisent à leur déracinement. Déracinés, ils laissent des trous qui sont soit constamment nettoyés des fractions fines du sol par ruissellement, soit le domaine de la stagnation temporaire de l'eau et des débris végétaux. Ce biotope est défavorable à la régénération de la forêt et une flore herbacée pauvre s'établit là. Les arbres tombés disparaissent relativement plus rapidement et les trous restent visibles.* » ;
- Fritsch et al. en 1986 décrivent sur le site ECEREX de St Elie (sur schistes) un plateau à forte densité de djougoun-pété et expliquent ce phénomène par un système transformant résultant de « *modifications du comportement hydrique qui donnent de nouvelles structures à la formation supergène. Ces structures accentuent à leur tour les modifications du comportement hydrique (...) les transformations minéralogiques qui se réalisent dans la formation supergène entraînent le plus souvent des pertes de matière.*

Cette érosion chimique est plus active dans les systèmes transformants. Elle l'est d'autant plus que les transformations minéralogiques sont plus poussées. Dans le temps, elle entraîne un affaissement plus marqué de la surface topographique à l'aplomb de ces systèmes et donne ainsi de nouvelles formes au paysage ».











SYSTÈME TRANSFORMANT SUPÉRIEUR		SYSTÈME TRANSFORMANT INFÉRIEUR		
ENSEMBLE MEUBLE SUPÉRIEUR		Horizon jaune pâle verdâtre S.A.		Altérites tachetées à fond jaune pâle
		Horizon jaune ocre A.L.S.		
		Horizon jaune pâle à plages gris pâle S.A. à S.	ENSEMBLE D'ALTÉRATION	
	Horizon jaune ocre à noyaux brun rouille			
ENSEMBLE GLEBULAIRE		Horizon concrétionné		

Figure 9 : systèmes transformants amonts supérieurs et inférieurs d'après Fritsch et al., 1986.

- Enfin, lors d'une précédente mission sur la Montagne aux Gouffres (mars 2013) suite à la réalisation d'une fosse dans une zone à djougoun-pété (sur grès et conglomérats) et à l'observation d'une croûte d'oxydation interrompue au niveau de la dépression, nous avons émis l'hypothèse que ce micro-relief « serait en lien avec la distribution d'une cuirasse de faible épaisseur. Un djougoun-pété serait alors la résultante (i) dans les zones où la cuirasse n'est plus massive, d'un transfert de terre fine (argile) du haut vers le bas et finalement d'une exportation de terre fine (dépression) (ii) d'une stagnation de l'eau en saison des pluies favorisée par la présence d'un horizon limoneux peu perméable à faible profondeur, d'une croûte d'oxyde de fer juste au-dessus de l'horizon limoneux et d'une faible pente. »

Ce nouveau site montre plusieurs originalités et plusieurs points de convergence avec les sites précédemment décrits. On note les points communs suivant : (1) une hydromorphie de surface liée à la présence d'un horizon peu perméable voire très compact à faible profondeur ; (2) la présence d'horizons à concrétions ferrugineuses (pisolites) et/ou un enrichissement généralisé en quartz ; (3) comme sur ECEREX l'extension des djougoun-pété est limitée aux zones plates des modelés (zones avales et amonts) ; (4) comme sur crique Grégoire, ce sol supporte une forêt

ouverte et de richesse réduite où les chablis semblent plus fréquents ; (5) les éléments grossiers sont très nombreux au fond des cuvettes de djougoun-pété . En termes d'originalité on observe (1) un horizon brun très épais (30 à 60cm) ; (2) un horizon pisolitique très épais mais spatialement limité (sur un seul profil) et sans transition visible avec les horizons ponctués (pas de zones à nodules peu indurés ou à nodules friables) ; (3) la présence de djougoun-pétés sur un profil où l'horizon ocre et non tacheté est épais ; (4) l'absence de djougoun-pété sur les pentes faibles 5-10%, contrairement à l'observation faite sur Montagne aux gouffres sur une pente à 8%.

Globalement, les fosses ouvertes sur la Waki s'insèrent assez bien dans le schéma de fonctionnement décrit par Fritsch et collègues de **système transformant**, excepté pour la fosse 1 qui présente un drainage ralenti mais pas franchement superficiel, de rares concrétions, un horizon ocre épais et sans tâches, pas d'altérite visible avant 2m (sol très profond). Au regard de ces nouvelles observations il apparaît :

- (1) que les djougoun-pétés paraissent **dans tous les cas liés à une hydromorphie de surface** provoquée par une baisse importante de la porosité des horizons inférieurs ;
- (2) que ces cuvettes sont sans doute liées aux **effets conjoints des chablis** (qui emmènent des loupes de terre et ramènent les éléments grossiers en surface) **et d'une perte de matière** due aux transformations chimiques poussées et à un drainage superficiel – avec sans doute des feed-back positifs entre les deux mécanismes ;
- (3) que ceux-ci peuvent **se développer sur différents types de substrats** (schisteux, gréseux, granitoïdes) sur des modelés de forme variés mais préférentiellement sur des formes basses et/ou des **pententes réduites** (sans doute d'autant plus réduite que la texture est sableuse donc naturellement drainante).

3.2 Synthèse des analyses physico-chimiques

Les analyses physico-chimiques confirment les descriptions morphologiques effectuées sur le terrain à savoir :

- Des sols à texture sableuse dominante (Fig. 10) ;
- La présence d'horizons argiques (accumulation d'argile en sub-surface par migration des éléments les plus fins depuis les horizons supérieurs vers les horizons inférieurs) symptôme d'un mauvais drainage interne au sein des profils et cause de l'hydromorphie de surface observée sur les fosses 2-3 et 4 (Fig. 11) ;
- Des sols chimiquement appauvris avec de très faibles CEC (2.9 à 3.7 cmolc.kg⁻¹ pour les horizons de surface).

Les résultats des analyses physico-chimiques des fosses F2 et F4 permettent de classer sans équivoque ces profils au sein des **acrisols** et peuvent être qualifiés de loamic. : acrisol (loamic). La présence d'un horizon très riche en pisolithes et de taches d'hydromorphie en surface du profil F2 en font un stagnic pisoplinthic acrisol (loamic) se transformant en stagnic pisoplinthic argic plinthosol (loamic) à l'aplomb des djougoun-pété. Les analyses physiques de la fosse F3 mettent également en évidence un horizon argic permettant de classer le profil en tant qu'acrisol avec tendance gleyic compte-tenu des symptômes d'hydromorphie visibles dans la partie inférieure du profil. Aucun horizon diagnostic ne se dégage pour la fosse F1 sur la base des seules analyses physiques. On peut supposer un classement dans les types ferralsols (ferralsol loamic ?) ce qui reste à confirmer par une analyse chimique complémentaire.

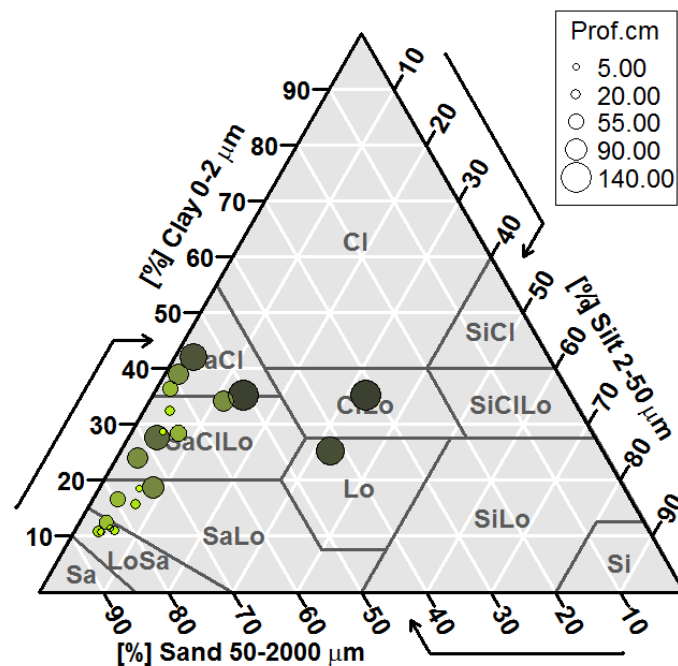


Figure 10 : Position des différents horizons des profils de la Waki dans le triangle des textures USDA - aucune texture Clay - on passe généralement de SandyLoam en surface à SandyClay ou ClayLoam ou Loam en profondeur.

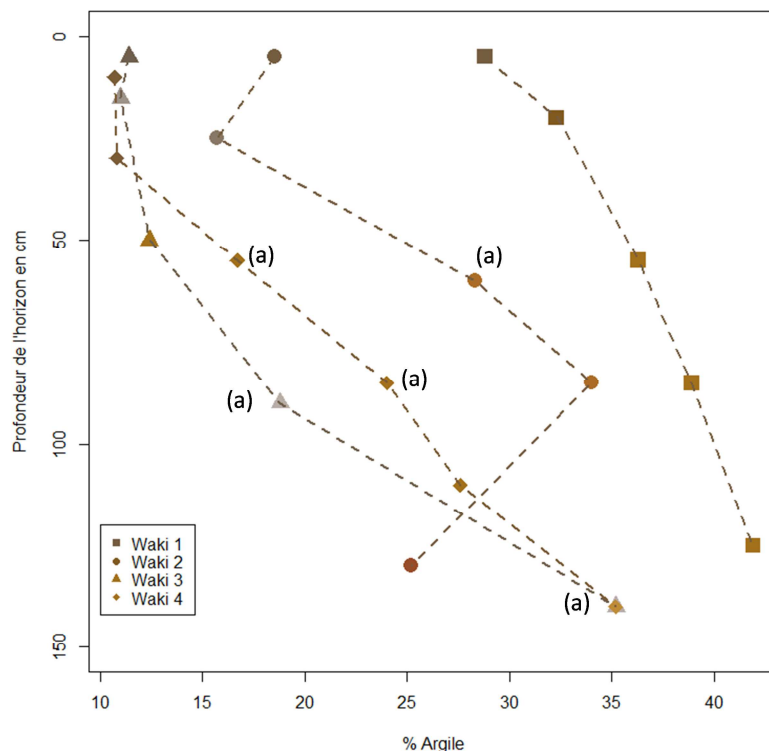


Figure 11 : Evolution des taux d'argiles sur les différents profils de la Waki - les profils 2,3 et 4 présentent de fortes augmentation en profondeur avec un ventre d'argile bien net sur le profil 2 à moins de 1m - les (a) indiquent les horizons argic (facteur d'augmentation >1,4 par rapport à l'horizon supérieur).

3.3 Analyse isotopique du carbone organique

L'analyse qualitative du carbone organique contenu dans le sol, à travers les variations de composition isotopique ($\delta^{13}\text{C}$), permet de caractériser les différents types de végétation, qui se sont succédés sur le site au cours des derniers millénaires (Francisquini et al. 2014). En effet, au cours de la photosynthèse, les végétaux assimilent des proportions de ^{13}C et de ^{12}C variables en fonction de leur types biologiques (plantes en C3 vs plantes en C4) et de leur traits écologiques (notamment les traits liés à l'utilisation de l'eau par la plante - Bonal et al. 2000). Ce signal perdure dans la matière organique contenue dans les sols. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent varier de -35 à -20‰ pour les végétaux forestiers (arbres, lianes et herbacées de sous-bois : plantes en C3) et de -15 à -9‰ pour les graminées de savanes (plantes en C4). Selon la position des végétaux dans la canopée les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent aussi varier (Domingues et al. 2007) : les espèces de sous-bois présentent les signatures les plus négatives alors que les espèces de canopée et les lianes présentent des valeurs plus proches de -20 car plus exposées à la pleine lumière et soumis à un plus grand stress hydrique.

Le profil analysé pour la Waki fait apparaître une forte variation de $\delta^{13}\text{C}$, de -29 en surface à -23 à 50cm de profondeur avec une stabilisation entre -25 et -26 entre 80cm et 140cm. Ce sont les plus fortes variations jamais mesurées en Guyane française pour ce genre d'étude (Freycon et al. 2010). Ces variations sont insuffisantes pour pouvoir conclure à l'existence anciennes de savanes à graminées (telles que celles existant aujourd'hui dans la région). Par contre elles peuvent être le signe d'une forte ouverture de la forêt liée à des épisodes plus secs, favorisant la mortalité des espèces les moins adaptées au stress hydriques, le développement des lianes et l'inclusion de clairières à graminées.

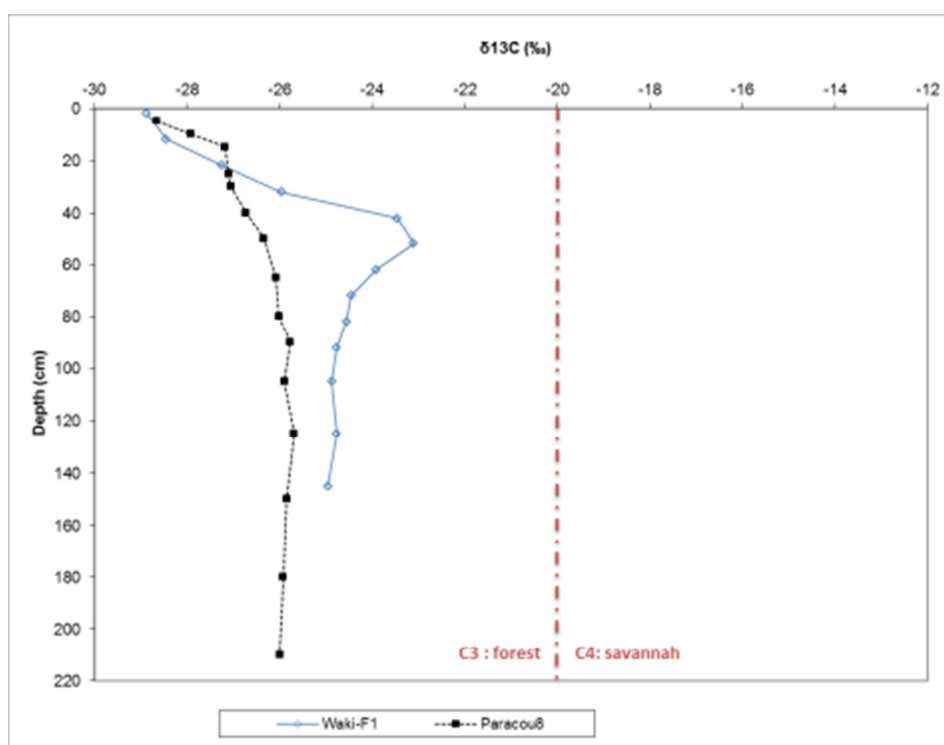


Figure 12 : Evolution du rapport isotopique du carbone 13 sur le profil F1 de la Waki et comparaison avec le profil de Paracou (typique d'un couvert forestier permanent).

Aucune datation n'a été effectuée dans ce profil pour situer les différents horizons. Cependant plusieurs mesures réalisées sur sols guyanais comparables (ferralsols et acrisols) évaluent l'âge des horizons situé à 120-125 cm autour de -4 500 à -5 500 ans BP et les horizons situés à 60-65cm entre -3 500 et -4 000 ans BP (en utilisant charbons ou ^{14}C – Freycon et al. 2010). Le changement de végétation détecté ici pourrait donc être intervenu il y a moins de 4 000 ans.

4 Synthèse

Le système-sol diagnostiqué sur le site de la Waki est particulièrement original. On pourrait le qualifier de système transformant réactivé. Entre 160 et 170m d'altitude, c'est-à-dire à proximité des criques et du niveau de base local, nous sommes en effet en présence d'un système aval transformant actif (Sav) caractérisé par des **acrisols** à tendance **stagnic et gleyic** avec développement de **djougoung-pétés**. Entre 170 à 180m d'altitude, en haut des courts versants, on est en présence d'un système amont transformant (Sam) plus ou moins actif et caractérisé par des **acrisols** à tendance **stagnic** accompagnés de **djougoung-pétés** plus ou moins nombreux. Enfin en position sommitale, la présence de djougoung-pétés sur des sols apparemment profonds et mieux drainés, a priori de type **ferralsol (loamic)**, pourrait être liée à un fonctionnement ancien : on serait alors en présence **de djougoung-pétés relictuels (système transformant ancien)**, « fossilisés » par la texture limoneuse du sol. Plusieurs indices observés sur le site permettent d'émettre de sérieuses hypothèses sur la genèse de ce système :

- La présence d'une stone line autochtone à faible profondeur met en évidence l'existence en ce lieu d'un ancien pédo-climat différent de l'actuel, avec une saison sèche plus marquée permettant la formation d'un horizon induré en sub-surface ;
- La différenciation de la nature de cette stone line, avec un niveau à nodules dans les parties supérieures des modelés et un niveau à quartz dans les parties inférieures des modelés, met en évidence la progression d'un front d'érosion combinée à une dissolution de l'horizon induré sous un pédo-climat actuellement plus humide ;
- L'ancien pédo-climat, plus sec, aurait permis le développement d'une forêt plus ouverte favorable aux lianes, aux espèces héliophiles et à l'apparition de clairières ce qui aurait permis une dynamique érosive rapide du fait d'un couvert limité ;
- La présence permanente d'une discontinuité dans le profil, sous la forme de l'horizon induré, du niveau nodulaire ou quartzueux limiterait le drainage au sein du profil, favorisant un drainage latéral superficiel et une hydromorphie temporaire de surface particulièrement favorable aux chablis et à la formation de djougoung-pétés ;
- La formation de djougoung-pété est auto-entretenu par la texture sablo-limoneuse des sols qui freine le drainage vertical → favorise le drainage latéral → entraîne le départ des argiles fines et de la matière organique → déstructure le sol et accentue le caractère sablo-limoneux ;
- La forêt tropicale humide actuelle, peu diversifiée sur la Waki et montrant des affinités avec les forêts de la plaine côtière, a toutes les caractéristiques d'une formation relativement récente, confirmant l'existence antérieurement d'une formation végétale différente ;

Ce système-sol à djougoung-pétés serait donc lié à la combinaison d'une dynamique érosive marquée, conjuguée à une modification récente du pédo-climat et à une texture sablo-limoneuse pour partie héritée du substrat et pour partie auto-entretenu. Ce mécanisme serait actuellement en jeu entre 180 et 160m d'altitude et a certainement été antérieurement actif entre 190 et 180m d'altitude.

Sachant que le léger mouvement tectonique de surrection du socle guyanais mis en évidence par Palvadeau (1999) a laissé des indices perceptibles le long du Maroni jusqu'à Antecum Pata, il est tentant de rapprocher le fonctionnement décrit avec cet événement global : l'enfoncement du réseau hydrologique suite aux mouvements tectoniques récents (330 000 - 6000 ans) combiné à une modification récente du climat (plus humide au cours de derniers millénaires) aurait relancé l'érosion physique sur la Waki et provoquer un enfoncement du front de dissolution au sein des profils. Du fait du différentiel entre vitesse d'érosion et vitesse d'enfoncement de la stone line, la dynamique érosive se serait heurtée à l'horizon à concrétions, créant une nouvelle surface plane intermédiaire entre 180 et 170m. Cette nouvelle surface réunit toutes les conditions favorables au développement d'un système transformant (discontinuité texturale à faible profondeur, drainage latéral superficiel, ...) alors que l'enfoncement du front de dissolution sur l'ancienne terrasse au-dessus 180m, ferait disparaître petit à petit cette discontinuité et améliorerait le drainage vertical au sein des profils, provoquant l'extinction graduelle du mécanisme transformant. Ce scénario implique cependant un « timing » géomorphologique relativement court car la région du Haut-Maroni n'est concernée que très récemment par les mouvements tectoniques (maximum 120ka d'après Palvadeau 1998). Or les vitesses d'érosion mesurées sous couvert forestier dans des contextes semblables à ceux de la Waki, sont de l'ordre de 10m.Ma⁻¹ seulement (Saldago et al., 2007) soit 1m sur 100ka. Cependant, la dynamique érosive peut-être fortement accélérée sous un couvert dégradé : jusqu'à 70m.Ma⁻¹ (Stallard et al. 1991) soit 7m sur 100ka. Ce scénario n'est donc pas irréaliste mais mériterait d'être confronté à des avis d'experts.

5 Conclusions

Les formations forestières de la région de la Waki se révèlent particulièrement intéressantes sur deux plans :

- elles sont très originales d'un point de vue composition et fonctionnement et possèdent à ce titre une forte valeur patrimoniale malgré une faible richesse spécifique ;
- elles apparaissent comme particulièrement sensibles aux changements climatiques du fait de leur contexte géologique et pédoclimatique hors normes et peuvent à ce titre servir de modèle d'étude quant aux interactions forêt-sol-climat.

Ce site a tous les atouts pour la mise en place d'un dispositif de suivi et d'analyse des impacts des changements climatiques sur la forêt. Son accès par la crique facilite l'entretien des infrastructures (DZ et carbet) et autorise l'organisation de missions peu coûteuses (pour peu qu'on s'autorise un délai de transport de 2 ou 3 jours). L'installation de placettes permanentes de suivi de la dynamique forestière peut donc s'envisager assez facilement.

Cette opportunité pourrait être examinée par le Parc Amazonien si l'Etablissement confirme sa volonté d'investir dans le monitoring environnemental et de participer aux réseaux scientifiques forestiers existants (GUYAFOR).

6 Bibliographie citée

Blancaneaux P. (1973) Notes de pédologie guyanaise ; les djougoung-pété du bassin-versant expérimental de la crique Grégoire (Sinnamary – Guyane Française). *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol XI, n°1. 29-42.

Freycon, V., Krencker, M., Schwartz, D., Nasi, R., & Bonal, D. (2010). The impact of climate changes during the Holocene on vegetation in northern French Guiana. *Quaternary research*, 73(2), 220-225.

Fritsch E., Bocquier G., Boulet R., Dosso M., Humbel F.X. (1986) Les systèmes transformants d'une couverture ferralitique de Guyane française : analyse structurale d'une formation supergène et mode de représentation. *Cah. ORSTOM, sér. Pédol.*, vol XXII, n°4. 361-395.

Lucas Y., Boulet R., Chauvel A. (1990) Modalités de la formation in situ de stone lines en zone équatoriale : Exemple d'une couverture ferralitique d'Amazonie au Brésil. *C.R. Acad. Sci. Paris*, vol 311, n°2. 713-718.

Palvadeau E., (1998) Geodynamique quaternaire de la Guyane française. In. Université de Brest, p. 232.

Saldago A., Varajao C., Colin F., Braucher R., Varajao A., Nalini H. (2007) Study of the erosion rates in the upper Maracujá Basin (Quadrilátero Ferrífero/MG, Brazil) by the in situ produced cosmogenic ¹⁰Be method. *Earth Surface Processes and Landforms* 32. 905-911.

Stallard R.F., Koehnken L., Johnsson M.J. (1991) Weathering processes and the composition of inorganic material transported through the Orinoco River system, Venezuela and Colombia. *Geoderma* 51. 133-165.

7 Annexes

7.1 Description des fosses sur le terrain

7.1.1 Habitats – Waki – Fosse 1

Ouverture fosse : 04/04/2014 O Brunaux, V Bezard, S Guitet

Description de la fosse : 04/04/2014

Dimension de la fosse : 1m x 1,50m x prof 1,50m

Localisation :

Bassin de la Waki – Pk 2,7 sur le layon WAKI-B – entrée de la placette botanique de Daniel Sabatier

Relevé GPS : x=230 968 – y=340 717 UTM 22N WGS84

Végétation : Forêt tropicale humide à *Parinari* spp., *Ecclinusa* spp., *Tachigali* spp. sur djougoun-pété (type 46.41W)

Géologie : Formations éo-transamazoniennes à plutons tonalitiques et granodioritiques sur carte du BRGM (2001)

Antécédent climatique : Temps ensoleillé les jours précédents avec quelques petites averses de faible intensité.

Hydrologie : saturé de manière saisonnière (?), drainage imparfait, stagnation d'eau de surface (visible dans plusieurs djougoun-pété sur ce secteur)

Géomorphologie : Paysage de reliefs multi-concaves (type D)

Morphologie locale : pente 0-5% sur un replat en position sommitale d'un modelé de faible amplitude – présence de nombreux djougoun-pété de 30cm de profondeur en moyenne – certains remplis d'eau, d'autres légèrement humides et tapissés de pisolithes (ronds) et petites concrétions de formes variées (quartz ferrugineux). Voir photo 1.

Fosse creusée de façon à couper un djougoun-pété d'environ 1m de diamètre, légèrement humide en surface.

Profil, face Nord :

Nombre d'horizons : 4 indiqués sur le terrain (que l'on peut ramener à 3 après analyse)

Le profil est très homogène et les horizons sont très peu distincts avec de légères variations de couleurs et apparition d'éléments grossiers peu abondants (Photo 2).

Un sondage tarière a été effectué entre 150 cm et 200 cm (en fond de fosse) pour vérifier l'homogénéité des horizons sous-jacents.



Photo 1-1 : Environnement immédiat de la fosse – succession de djougoun-pétés de 30 à 40 cm de profondeur



Photo 1-2 : Fosse n°1 avec djougoun-pété traversé par le coin NE de la fosse

Horizon 1 [0-10/30 cm] – décrit sur face Est (surface de la face Nord abimée)

Humide. Epaisseur constante de 10 cm mais limite décalée à 30cm de prof sous le djougoun-pété. Brun 10YR4/3 (10YR4/4 à sec). **Nombreuses taches (15 à 40%) fines (1-2mm) rouge orange à rouge sombre 2.5YR 3/6 à 5/8 dans la matrice.** Sables fins (limoneux). Structure polyédrique anguleuse de 2 à 4cm avec sous-structure grenue à grumeleuse de 0 à 5 mm, très poreuse. Racines nombreuses et de toutes tailles. Photo 3. Transition avec H2 assez nette sur 2cm.

Horizon 2 [10 – 30/50cm]

Frais. Epaisseur constante de 20 cm mais limite décalée à 50cm de prof sous le djougoun-pété. Brun clair 10YR4/6 (10YR6/6 à sec). **Tâches nombreuses (15-40%) qui deviennent très nombreuses à l'aplomb du djougoun-pété (>40%) de même couleur que dans l'horizon sus-jacent (rouge orange à rouge sombre 2.5YR 3/6 à 5/8 dans la matrice), mais plus grosses (2-6mm).** Sables fins (argileux). Structure polyédrique anguleuse de taille plus petite (10-20mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines moyennes et peu nombreuses. Photo 4. Transition avec H3 peu nette et irrégulière sur 10cm.

Horizon 3 [30/50 – 75 cm]

Frais. Jaune brun 10YR5/8 (7.5YR5/8 à sec). Pas de tâche. Sables fins (limono-argileux). Structure polyédrique anguleuse de petite taille (10-20mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines moyennes et peu nombreuses. **Apparition de quelques pisolithes et lithoreliques ferrugineuses ou morceau de cuirasse (<1%) de petite taille (2 à 5mm) et formes irrégulières.** Photo 5. Transition avec H4 graduelle sur plus de 12 cm.

NB : Cet horizon très similaire à l'horizon 4 si ce n'est la densité d'éléments grossier et une légère variation de couleur peut être considéré comme une zone de transition entre l'horizon 2 et 4 et fusionné avec l'horizon 4

Horizon 4 [75 – 150 cm]

Frais. Jaune brun 10YR5/8 dans sa partie supérieure passant progressivement au rouge jaunâtre 5YR5/8 dans sa partie inférieure (entre 7.5YR5/8 et 7.5YR7/8 à sec). Pas de tâche. Sables fins (limono-argileux). Structure polyédrique anguleuse de petite taille (10-20mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines fines dans la partie supérieures et moyenne dans la partie inférieure, peu nombreuses. Pisolithes un peu plus nombreux dans la partie supérieure (<5%) de petite taille (2 à 5mm) et formes irrégulières, qui se raréfient en profondeur. Photo 6.

L'Horizon 4 se poursuit au moins jusqu'à 2m (vérification par sondage tarière). Voir photo 7.

Profondeur de prélèvements :

- 5 cm pour Hz 1 – prélevé face Est ;
- 15-25 cm pour Hz 2 ;
- 50-60 cm pour Hz 3 ;
- 80-90 cm pour partie supérieure de Hz 4 ;
- 120-130 cm pour partie inférieure de Hz 4.



Photo 1-3 : horizon 1 avec tâches abondantes – autres photos 123 à 134



Photo 1-4 : horizon 2 avec tâches – autres photos 92 à 95 et 108 à 122



Photo 1-5 : horizon 3 avec quelques pisolithes (en bas à droite – flèches blanches) – autres photos 96 à 99



Photo 1-6 : partie inférieure de l'horizon 4 – autres photos 100 à 107



Photo 1-7 : sondage tarière entre 150 et 200 cm de profondeur - l'horizon 4 se poursuit - couleur graduellement plus rouge en comparaison avec les horizons 2 (en bas à droite) et 3 (en haut à droite)



Photo 1-8 : fond de la fosse 1 le lendemain d'une pluie modérée d'environ 1 heure

7.1.2 Habitats – Waki – Fosse 2

Ouverture fosse : 05/04/2014 O Brunaux, V Bezard, S Guitet

Description de la fosse : 05/04/2014

Dimension de la fosse : 1m x 1,50m x prof 1,50m

Localisation :

Bassin de la Waki – Pk 2,2 sur le layon WAKI-B – zone de djougoun-pétés inondés

Relevé GPS : x=231 362 – y=340 942 UTM 22N WGS84

Végétation : Forêt tropicale humide à Parinari spp., Ecclinusa spp., Tachigali spp. sur djougoun-pété (type 46.41W)

Géologie : Formations éo-transamazoniennes à plutons tonalitiques et granodioritiques sur carte du BRGM (2001)

Antécédent climatique : Temps ensoleillé les jours précédents avec une averse modérée la veille au soir.

Hydrologie : saturé de manière saisonnière (?), drainage pauvre, stagnation d'eau de surface (visible dans tous les djougoun-pétés de ce secteur)

Géomorphologie : Paysage de reliefs multi-concaves (type D)

Morphologie locale : pente 0-5% sur un replat en position sommitale d'un modelé de faible amplitude – présence de nombreux djougoun-pété de 30cm de profondeur en moyenne tous remplis d'eau et tapissés de pisolithes (ronds) et de cailloux de quartz. Voir photo 2.

Fosse creusée de façon à couper un djougoun-pété d'environ 1m de diamètre partiellement rempli d'eau (Photo 1 : en début de creusement)

Profils :

Nombre d'horizons : 5

Le profil est totalement différent de la fosse précédente. Les couleurs sont bariolées. Les horizons sont très marqués.

On a d'abord creusé en dehors du djougoun-pété, puis on a fait progresser le front Nord pour déborder sur le djougoun-pété.

La face Nord côté djougoun-pété fait 120cm et la face Est hors djougoun-pété fait 150cm de profondeur.



Photo 2-1 : Emplacement de la fosse 2 – djougoun-pétés de 30-40cm en face et à droite



Photo 2-2 : fond du djougoun-pété après vidage de l'eau stagnante : un lit de pisolithes et de cailloux de quartz



Photo 2-3 : Face Nord de la fosse 2 avec djougoun-pété au fond

Horizon 1 [0/30-10/40 cm] – décrit sur face Est (hors djougoun-pété)

Humide. Epaisseur constante de 10 cm mais limite évidemment décalée sous le djougoun-pété. Brun 10YR4/3. Assez nombreuses tâches (5 à 15%) très fines (1-2mm) peu nettes, brunes 7.5YR 4/6 dans la matrice. Sables moyen (argileux). Structure polyédrique sub-anguleuse de 1cm avec sous-structure grenue de 0 à 2 mm, très poreuse. Racines nombreuses et de toutes tailles. Photo 4. Transition avec H2 assez nette sur 2cm et régulière.

Horizon 2 [10/40 – 35/50cm]

Humide. Epaisseur de 25 cm hors djougoun-pété et réduite à 10cm sous le djougoun-pété. Brun gris 10YR5/2 (10YR5/4 à sec). Tâches nombreuses (15-40%) de couleur rouge jaunâtre 5YR 4/6 dans la matrice, fines (2-6mm) et nettes. Sables moyens (limono-argileux). Structure

polyédrique sub-anguleuse de taille 10-20mm avec sous-structure grenue de 0-2mm, poreuse. Racines moyennes et peu nombreuses. Photo 5. Transition avec H3 nette sur 2cm et ondulée.

Horizon 3 [35/50 – 75 cm]

Frais. Jaunâtre 7.5YR5/8 (10YR6/6 à sec). Nombreuses tâches fines et peu nettes et peu contrastées de couleur gris rosé (7.5YR7/2). Sables grossiers (limoneux). Structure polyédrique anguleuse de petite taille (10-20mm) avec sous-structure grenue (0-2mm), peu poreuse. Racines fines et peu nombreuses. **Pisolithes très nombreux (50% du volume)** de petite taille (2 à 5mm) et grains de quartz de formes irrégulières et de même taille. Photo 6. Transition avec H4 distincte sur 2-5 cm et régulière.

Horizon 4 [75 – 90/100 cm]

Frais. Jaunâtre 7.5YR5/8 (7.5YR6/8 à sec). **Nombreuses tâches fines et peu nettes mais contrastées de couleur rouge (2.5YR5/8). Limons (et sables fins).** Structure polyédrique anguleuse de petite taille (5-15mm) avec sous-structure grenue faible, très peu poreuse. Racines fines et peu nombreuses. Pisolithes moins nombreux (5-15%) de petite taille (2 à 5mm) et quartz de formes irrégulières parfois assez gros (cailloux). Photo 7. Transition avec H4 distincte sur 2-5 cm mais irrégulière. Sous le djougoun-pété l'Hz 4 pénètre dans l'Hz 5 en langues de 15 à 20cm de long.

Horizon 5 [90/100 – 150 cm]

Sec au toucher. Rouge 2.5YR4/8 (2.5YR5/8 à sec). **Tâches moyennes nettes et contrastées de couleur jaunâtre (7.5YR5/8). Limons (et sables moyens).** Structure polyédrique anguleuse de petite taille (5-15mm) avec sous-structure grenue faible, très peu poreuse. Racines absentes. Eléments grossiers très peu nombreux (<1%) mais de grande taille (cailloux) et allongés et alignés en filons = quartz et reliques de cuirasse de couleur lie de vin. Photos 8 et 9.

Profondeur de prélèvements :

- 5 cm pour Hz 1 – prélevé face Est ;
- 25 cm pour Hz 2 ;
- 60 cm pour Hz 3 ;
- 85 cm pour Hz 4 ;
- 130 cm pour Hz 5.



Photo 2-4 : horizon 1 avec tâches peu nombreuses et peu nettes – structure polyédrique – autres photos 215 à 223 et 255 à 263



Photo 2-5 : horizon 2 avec tâches – autres photos 224 à 231 et 264 à 273



Photo 2-6 : horizon 3 avec nombreux pisolithes inclus dans la matrice – autres photos 232 à 238 et 274 à 283



Photo 2-7 : horizon 4 – autres photos 239 à 246 et 284 à 292



Photo 2-8 : horizon 5 sec au touché –autres photos 247 à 254 et 293 à 306



Photo 2-9 : on observe (entourés de tirets blancs) des filons de quartz (à droite) et des restes de cuirasse (à gauche) dans l'horizon 5

7.1.3 Habitats – Waki – Fosse3

Ouverture fosse : 07/04/2014 O Brunaux, V Bezard, S Guitet

Description de la fosse : 07/04/2014

Dimension de la fosse : 1m x 1,50m x prof 1,20m

Localisation :

Bassin de la Waki – Pk 1,6 sur le layon WAKI-B – zone de djougoun-pétés anastomosés

Relevé GPS : x=231 812 – y=341 104 UTM 22N WGS84

Végétation : Forêt tropicale humide marécageuse (type 4A.23)

Géologie : Formations éo-transamazoniennes à plutons tonalitiques et granodioritiques

Antécédent climatique : Averses modérées les deux jours précédents

Hydrologie : saturé de manière saisonnière (?), drainage très pauvre, nappe souterraine libre (crique à moins de 100m et environ 1m sous le niveau de la terrasse)

Géomorphologie : Paysage de reliefs multi-concaves (type D)

Morphologie locale : pente 0% sur un replat en bas de versant d'un modelé de faible amplitude – présence de nombreux djougoun-pété de 30cm de profondeur en moyenne la plupart vides et anastomosés, tapissés de cailloux de quartz. Voir photos 1 et 2.

Fosse creusée de façon à couper un djougoun-pété d'environ 3m de long et 60cm de large en communication avec un deuxième djougoun-pété de moins d'1m de diamètre

Profils Nord et Est:

Nombre d'horizons : 5

Le profil est très hydromorphe et se remplit d'eau assez rapidement à partir de 110cm (le niveau monte de 5cm en une heure environ avec une eau claire).

Un sondage tarière complémentaire a été effectué entre 120cm et 150cm malgré l'ennoiement.

La face Nord côté djougoun-pété fait 90cm et la face Est hors djougoun-pété fait 120cm de profondeur.



Photo 3-1 : Emplacement de la fosse 2 – djougoun-pétés de 30-40cm en face et à gauche



Photo 3-2 : fond du djougoun-pété: un lit de cailloux de quartz épais de 10cm environ



Photo 3-3 : Face Nord et Est de la fosse 3 avec djougoun-pété à droite

Horizon 1 [0/30-10/40 cm] – décrit sur face Est (hors djougoun-pété)

Humide. Epaisseur constante de 10 cm mais limite décalée sous le djougoun-pété. Brun gris sombre 10YR4/2 sans tâches. Sables moyen (argileux). Structure polyédrique sub-anguleuse de 5 à 15mm avec sous-structure grenue de 0 à 2 mm, très poreuse. Grosses racines très nombreuses et de toutes tailles. Photo 4. Transition avec H2 distincte sur 2-5cm et ondulée (sous djougoun-pété). Nombreuses racines décomposées.

Horizon 2 [10/40 – 35/50cm]

Humide. Epaisseur de 25 cm hors djougoun-pété et réduite à 10cm sous le djougoun-pété. Gris 10YR6/1 (10YR5/3 à sec). Tâches peu nombreuses (2-5%) de couleur brun jaunâtre 10YR 5/8 dans la matrice et le long des racines, très fines (1-2mm) peu nettes mais très contrastées. Sables moyens à grossiers (argileux). Structure polyédrique sub-anguleuse de taille 10-20mm avec sous-structure grenue de 0-2mm, poreuse. Grosses racines nombreuses et quelques racines décomposées. Photo 5. Transition avec H3 distincte sur 2-5cm et ondulée sous djougoun-pété.

Horizon 3 [35/50 – 75 cm]

Humide. Brun jaunâtre 10YR5/8 (7.5YR5/8 à sec). **Nombreuses tâches (15-40%) moyennes et peu nettes et peu contrastées de couleur gris clair (10YR7/1) dans la matrice et autour des racines moyennes (Photo 9).** Sables moyens (argileux). Structure polyédrique anguleuse de petite taille (10-20mm) avec sous-structure grenue (0-2mm), peu poreuse à poreuse. Racines fines à moyennes nombreuses. Photo 6. Transition avec H4 peu distincte sur 5-12 cm et régulière.

Horizon 4 [75 – 110 cm]

Très humide. Gris clair 2.5Y7/1 (2.5Y7/3 à sec). Nombreuses (15-40%) tâches fines à grosses nettes et contrastées de couleur jaune rougeâtre (7.5YR6/8) dans la matrice et au contact des racines moyennes (Photo 10). Sables moyens à grossiers et argile. Structure polyédrique sub-anguleuse de grande taille (20-50mm) modérée avec sous-structure grenue, peu poreuse à poreuse. Racines fines à moyennes peu nombreuses et quelques racines fines décomposées. Photo 7. Transition avec H5 peu distincte sur 5-12 cm mais régulière.

Horizon 5 [110 -120 cm]

Saturé d'eau. Idem Hz4 **mais éléments grossiers très nombreux (80% du volume)** de petite taille (graviers). Photos 8.

Profondeur de prélèvements, tout sur face Est

- 0-10 cm pour Hz 1;
- 15-20 cm pour Hz 2 ;
- 50 cm pour Hz 3 ;
- 90 cm pour Hz 4 ;
- 110 cm pour Hz 5 ;
- Sondage tarière supp avec prélèvement 130-150cm.



Photo 3-4 : horizon 1- structure polyédrique sub-anguleuse modérée – autres photos 399 à 407



Photo 3-5 : horizon 2 avec tâches et structure polyédrique faible – autres photos 417 à 426



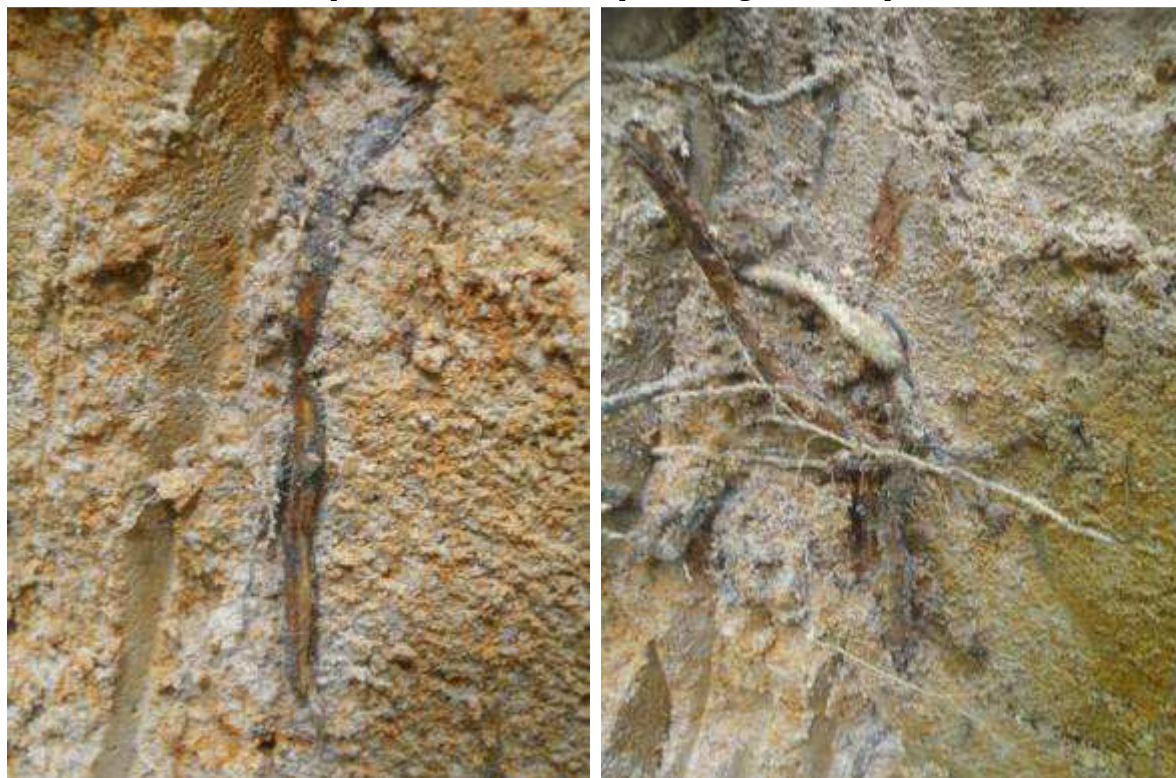
Photo 3-6 : horizon 3 avec nombreuses tâches de décoloration - autres photos 427 à 436



Photo 3-7 : horizon 4 décoloré avec quelques tâches résiduelles – autres photos 437 à 446



Photo 3-8 : lit de quartz de l'horizon 5 après lavage –autres photos 447 à 462



Photos 3-9 et 3-10 : décoloration de l'horizon 3 et tâches de l'horizon 4 qui suivent les racines

7.1.4 Habitats – Waki – Fosse 4

Ouverture fosse : 09/04/2014 O Brunaux, V Bezard, S Guitet

Description de la fosse : 09/04/2014

Dimension de la fosse : 1m x 1,50m x prof 1,50m

Localisation :

Bassin de la Waki – Pk 1 sur le layon WAKI-C– limite de la placette botanique de Daniel Sabatier

Relevé GPS : x=233 200 – y=340 780 UTM 22N WGS84

Végétation : Forêt tropicale humide à Parinari spp., Ecclinusa spp., Tachigali spp. sur djougoun-pété (type 46.41W)

Géologie : Formations éo-transamazoniennes à plutons tonalitiques et granodioritiques sur carte du BRGM (2001)

Antécédent climatique : Temps légèrement humide les jours précédents avec quelques petites averses de faible intensité mais un beau soleil la veille.

Hydrologie : sec de manière saisonnière, drainage imparfait, sans excès d'eau (peu de djougoun-pété sur ce secteur)

Géomorphologie : Paysage de reliefs multi-concaves (type D)

Morphologie locale : pente 5-10% au tiers supérieur d'un léger versant ouest d'un modelé de faible amplitude. Pas de djougoun-pété sur ce secteur. Photo 1.

Profil, face Est :

Nombre d'horizons : 5

Le profil présente des horizons bien distincts (franches variations de couleurs – apparition d'éléments grossiers). Photo 2.



Photo 4-1 : Environnement immédiat de la fosse près de la placette WAK1 avec gros bois



Photo 4-2 : Fosse n°4

Horizon 1 [0-45 cm] – décrit sur face Est (surface de la face Nord abimée)

Frais. Brun sombre 10YR4/4 (10YR6/4 à 5/3 à sec). Sables moyens (légèrement limoneux).

Faible structure polyédrique sub-anguleuse de 1 à 2cm avec sous-structure grenue à grumeleuse de 0 à 2 mm, poreuse. Racines nombreuses et de toutes tailles. Beaucoup d'activité biologique (vers, racines mortes). Photo 3. Transition avec H2 graduelle sur 5-12cm.

Horizon 2 [45 – 50/60cm]

Frais. Brun sombre 10YR4/4 (10YR6/4 à sec). Tâches assez nombreuses (5-15%) de taille moyenne (6-20mm) nettes et contrastées de couleur brun jaunâtre (10YR5/8 – 7.5YR5/8 à sec).

Sables moyens (légèrement limoneux). Structure modérée polyédrique anguleuse de taille moyenne (20-30mm) avec sous-structure grenue, poreuse. Racines fines et peu nombreuses.

Photo 4. Transition avec H3 nette et irrégulière. Une langue de l'Hz 2 traverse l'Hz 3 jusqu'au 4 à la faveur d'une racine (voir Photo 5).

Horizon 3 [50/60 – 90/100cm]

Frais. Brun jaunâtre 10YR5/8 (10YR6/6 à sec). Tâches moyennes nettes peu nombreuses (2 à 5% x 2) de 2 couleurs (brun fort 7.5YR5/6 et brun sombre 10YR4/4 : couleur de l'horizon précédent).

Sables de toutes tailles (limoneux). Structure polyédrique sub-anguleuse de petite taille (5-10mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines très fines et peu nombreuses.

Apparition de graviers de quartz (5-15%) de formes irrégulières anguleuses. Photo 6. Transition avec H4 graduelle sur 5-12 cm et ondulée.

Horizon 4 [90/100 – 120/140 cm]

Sec. Brun jaunâtre 10YR5/8 (10YR7/6 à sec). Tâches de taille moyenne et assez nombreuses à nombreuses (2 x 15%) de 2 couleurs (brun pâle 10YR8/2 et rouge 2.5YR4/6 à 5/8) dans la

matrice et autour des éléments grossiers. Sables de toutes tailles (limoneux). Structure polyédrique anguleuse modérée de grande taille (20-40mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines moyennes peu nombreuses. Quartz très peu nombreux (<2%) de petite taille (2 à 5mm) et formes irrégulières. Photo 7.

Horizon 5 [120/140 – 150 cm]

Sec. Jaune brunâtre 10YR6/8 (10YR7/6 à sec). Tâches de taille moyenne et nombreuses (2 x 15-40%) de 2 couleurs (brun très pâle 10YR8/3 et rouge 10R4/6) dans la matrice et autour des éléments grossiers. Limons (et sables grossiers). Structure polyédrique anguleuse faible de taille moyenne (10-20mm) avec sous-structure grenue, peu poreuse. Racines fines peu nombreuses. Quartz nombreux (15-40%) de graviers et cailloux et formes irrégulières. Photo 8.

Profondeur de prélèvements :

- 10 cm pour Hz 1 supérieur ;
- 30 cm pour Hz 1 inférieur ;
- 55 cm pour Hz 2 ;
- 85 cm pour Hz 3 ;
- 110 cm pour Hz 4 ;
- 140 cm pour Hz 5.



Photo 4-3 : horizon 1 - autres photos 491 à 501



Photo 4-4 : horizon 2 avec tâches apparentes - autres photos 502 à 509



Photo 4-5 : l'horizon 2 brun avec tâche pénètre l'horizon 3 (orange avec tâche) en suivant une racine de baaka mapa verticale bien visible en haut de profil et qui réapparaît en profondeur avec son latex blanc



Photo 4-6 : horizon 3 tacheté – autres photos 510 à 521



Photo 4-7 : horizon 4 tacheté rouge et brun clair



Photo 4-8 : horizon 5 riche en quartz et tâches rouilles

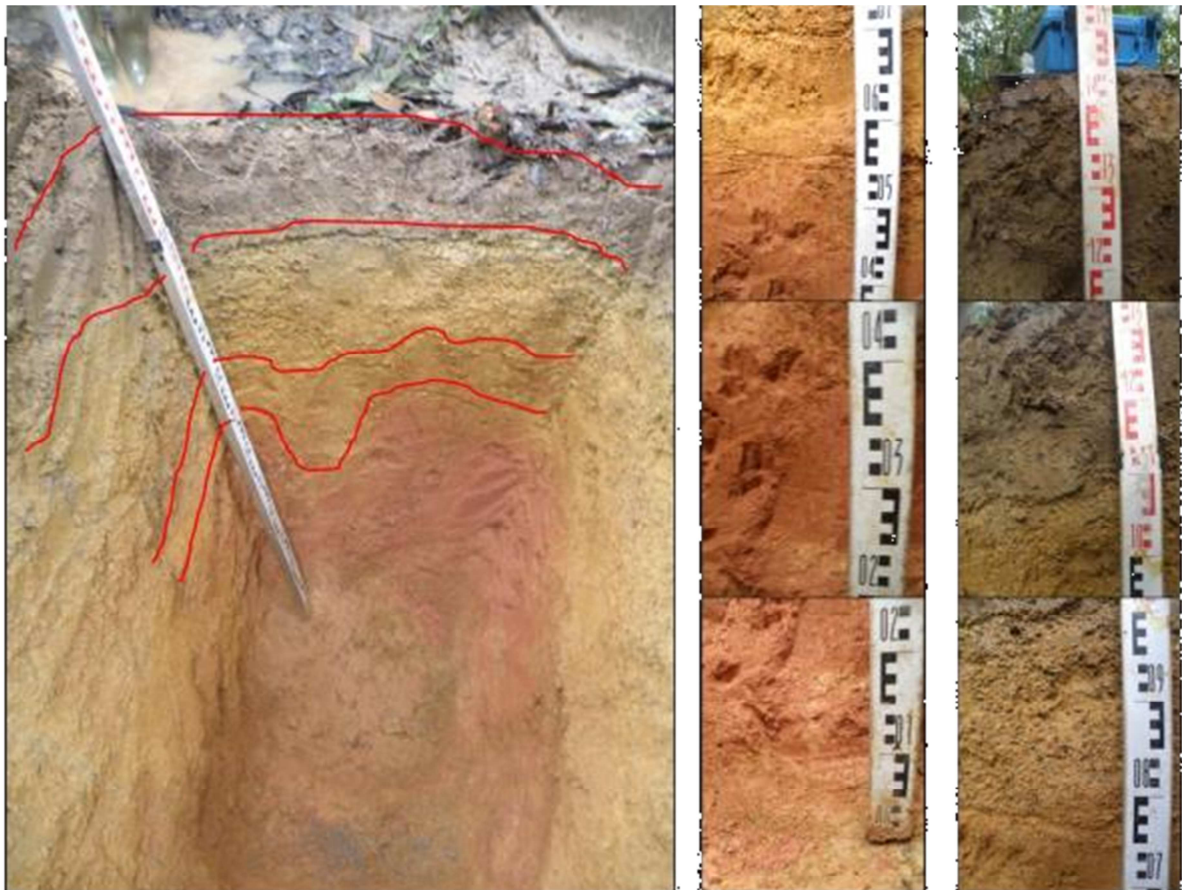
7.2 Analyses physico-chimiques et rattachement au WRB

7.2.1 Profil : Waki2

Rattachement au WRB (2014)

- Granulométrie : sandy- loam (75% sables, 15% argile) dans l'horizon de surface → loam (40% sables ; 25% argile) dans l'horizon de profondeur = la texture peut être qualifiée de loamic.
- Bonne correspondance entre la texture perçue sur le terrain et la granulométrie.
- L'horizon 3 a les caractéristiques à la fois d'un horizon pisoplinthique (nodules > 40% du volume) et d'un horizon argic ($A(hz)/A(hz\ sup) > 1,4$).
- L'horizon 4 présente certains critères d'un horizon ferric (tâches de couleur plus rouge que 7.5YR et $\text{chroma} \geq 5$ C ≥ abondantes) mais la taille des tâches ne dépasse pas 20mm.
- la présence de tâches abondantes dans les horizons de surface et d'eau stagnante dans le djougoun-pété confère des propriétés stagnic

Proposition : *Stagnic* pisolinthic acrisol (loamic) en-dehors des djougoun-pétés car l'horizon 3 se situe alors en dessous de 50cm et *stagnic* pisoplinthic plinthosol (loamic) sous les djougoun-pétés.



Profil		Waki2	Waki2	Waki2	Waki2	Waki2
N° échantillon_labo		15S057-6	15S057-7	15S057-8	15S057-9	15S057-10
Horizon		1	2	3	4	5
Prof.	cm	5	25	60	85	130
Eléments grossiers	g kg ⁻¹	0	0	461	0	0
Granulométrie						
A	g kg ⁻¹	185	157	283	340	252
LF	g kg ⁻¹	40	31	51	89	241
LG	g kg ⁻¹	23	42	24	28	83
SF	g kg ⁻¹	158	143	192	127	119
SG	g kg ⁻¹	594	628	450	416	304
pH						
pH eau		4,4	4,5	4,3	5,0	NA
pH KCl		4,1	4,2	4,2	4,7	NA
ΔpH = KCl-eau		-0,3	-0,3	-0,1	-0,3	NA
Matière organique						
C	g kg ⁻¹	20,6	11,5	4,5	2,5	NA
N	g kg ⁻¹	1,4	0,9	0,4	0,2	NA
C:N		15	14	13	13	NA
Phosphore Olsen	mg kg ⁻¹	2,4	2,2	1,0	1,2	NA
Bases échangeables						
Ca éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,1	0,1	0,2	NA
Mg éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,1	0,0	0,0	NA
K éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,0	0,0	0,0	NA
Na éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,0	0,0	0,0	NA
S	cmolc kg ⁻¹	0,4	0,3	0,1	0,2	NA
CEC	cmolc kg ⁻¹	3,7	6,5	6,9	3,8	NA
CEC / kg argile	cmolc kg ⁻¹	9,9	12,1	5,2	6,9	NA
TS	%	10	12	5	7	NA
Acidité d'échange, KCl						
Al éch	cmolc kg ⁻¹	0,7	0,6	0,4	0,1	NA
H éch	cmolc kg ⁻¹	0,3	0,2	0,2	0,0	NA
ECEC	cmolc kg ⁻¹	4,4	7,1	7,3	3,9	NA
ECEC / kg argile	cmolc kg ⁻¹			25,8	11,5	NA
Eléments totaux						
SiO2	g kg ⁻¹	681	771	814	727	NA
Ca	mg kg ⁻¹	0	0	0	0	NA
Mg	mg kg ⁻¹	4,2	3,8	3,8	4,5	NA
K	mg kg ⁻¹	13,8	11,9	18,8	25,3	NA
Na	mg kg ⁻¹	0,88	0,66	0,67	0,83	NA
Ti	mg kg ⁻¹	166,1	137,2	218,9	290,0	NA
Mn	mg kg ⁻¹	74,0	44,1	69,6	50,7	NA
Fe	g kg ⁻¹	0,5	0,4	2,1	1,9	NA
Al	g kg ⁻¹	1,8	1,6	2,7	3,6	NA
Recherche hz argic						
S	%	75	77	64	54	42
A	%	18	16	28	34	25
A(hz) - A(hz sup)	%		-3	13	6	-9
A(hz):A(hz sup)			0,85	1,80	1,20	0,74

7.2.2 Profil : Waki4

Rattachement au WRB (2014)

- Granulométrie : sandy- loam (80% sables, 10% argile) dans l'horizon de surface → sandy clay loam (50% sables ; 35% argile) dans l'horizon de profondeur = la texture peut être qualifiée de loamic.
- Bonne correspondance entre la texture perçue sur le terrain et la granulométrie.
- Les horizons 2 et 3 ont les caractéristiques d'un horizon argic ($A(hz)/A(hz\ sup) > 1,4$).
- Pas d'autres horizons diagnostic (malgré l'épaisseur de l'horizon brun de surface – on ne rencontre pas les propriétés d'horizon umbric ou pretic)

Proposition : acrisol (loamic).



Profil		Waki4	Waki4	Waki4	Waki4	Waki4	Waki4
N° échantillon_labo		15S057-16	15S057-17	15S057-18	15S057-19	15S057-20	15S057-21
Horizon		1	1bis	2	3	4	5
Prof.	cm	10	30	55	85	110	140
Eléments grossiers	g kg ⁻¹	0	0	0	0	0	0
Granulométrie							
A	g kg ⁻¹	107	108	167	240	276	352
LF	g kg ⁻¹	24	25	21	20	34	116
LG	g kg ⁻¹	19	12	17	15	11	24
SF	g kg ⁻¹	172	134	154	114	89	48
SG	g kg ⁻¹	678	721	642	612	590	460
pH							
pH eau		4,2	4,3	4,4	4,4	4,4	NA
pH KCl		3,9	4,2	4,2	4,1	4,2	NA
ΔpH = KCl-eau		-0,3	-0,1	-0,2	-0,3	-0,2	NA
Matière organique							
C	g kg ⁻¹	11,7	3,9	1,9	1,9	1,2	NA
N	g kg ⁻¹	0,8	0,3	0,2	0,2	0,1	NA
C:N		15	12	11	12	9	NA
Phosphore Olsen	mg kg ⁻¹	3,4	1,6	1,0	0,6	0,8	NA
Bases échangeables							
Ca éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	NA
Mg éch	cmolc kg ⁻¹	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	NA
K éch	cmolc kg ⁻¹	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	NA
Na éch	cmolc kg ⁻¹	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	NA
S	cmolc kg ⁻¹	0,3	0,1	0,2	0,2	0,3	NA
CEC	cmolc kg ⁻¹	2,9	1,5	1,8	2,4	2,6	NA
CEC / kg argile	cmolc kg ⁻¹	27,1	13,4	10,8	10,0	9,4	NA
TS	%	11,1	8,8	9,5	7,3	12,2	NA
Acidité d'échange, KCl							
Al éch	cmolc kg ⁻¹	0,8	0,5	0,6	0,8	0,6	NA
H éch	cmolc kg ⁻¹	0,4	0,2	0,2	0,2	0,2	NA
ECEC	cmolc kg ⁻¹	3,7	2,0	2,4	3,2	3,2	NA
ECEC / kg argile	cmolc kg ⁻¹		18,5	14,4	13,3	11,6	NA
Eléments totaux							
SiO2	g kg ⁻¹	839	854	836	808	761	NA
Ca	mg kg ⁻¹	0	0	0	0	0	NA
Mg	mg kg ⁻¹	4,1	3,7	5,6	7,0	8,9	NA
K	mg kg ⁻¹	8,1	8,4	14,4	24,3	41,1	NA
Na	mg kg ⁻¹	0,6	1,1	0,9	1,6	1,3	NA
Ti	mg kg ⁻¹	43,1	40,8	63,1	86,5	87,2	NA
Mn	mg kg ⁻¹	11,4	7,0	10,4	12,7	15,3	NA
Fe	g kg ⁻¹	0,3	0,3	0,5	0,7	1,1	NA
Al	g kg ⁻¹	0,7	0,8	1,4	2,0	2,6	NA
Recherche hz argic							
S	%	85	85	79	73	68	51
A	%	11	11	17	24	28	35
A(hz) - A(hz sup)	%		0	8	7	4	7
A(hz):A(hz sup)			1	1,55	1,44	1,15	1,27

7.2.3 Analyses partielles : Waki1 et 3

Profil	Profondeur (cm)	Refus à 2 mm (%)	Argiles (%)	Limons fins (%)	Limons grossiers (%)	Sables fins (%)	Sables grossiers (%)
F1	0-10	0,00	28,75	2,96	1,84	17,94	48,51
	15-25	0,00	32,34	2,59	1,64	21,03	42,40
	50-60	0,00	36,32	1,62	0,63	16,99	44,44
	80-90	0,00	38,95	1,05	1,11	15,20	43,70
	120-130	0,00	41,90	1,26	1,68	15,93	39,23
F3	0-10	0,00	11,39	3,38	1,93	21,36	61,95
	15-20	0,00	11,00	4,42	1,68	17,40	65,51
	50	0,00	12,45	2,61	1,65	16,61	66,68
	90	0,00	18,77	6,13	2,23	17,59	55,29
	130-150	0,00	35,17	27,27	5,65	9,53	22,37

Profil	Profondeur (cm)	Matière organique (%)	Carbone organique (%)	Azote total (‰)	C/N
F1	0-10	3,01	1,74	1,30	13,37
	15-25	1,29	0,75	0,65	11,48
	50-60	0,55	0,32	0,28	11,35
	80-90	0,23	0,13	0,18	7,48
	120-130	0,21	0,12	0,16	7,80
F3	0-10	4,00	2,32	1,59	14,60
	15-20	1,72	1,00	0,82	12,17
	50	0,27	0,16	0,19	8,39
	90	0,14	0,08	0,11	6,99
	130-150	0,33	0,19	0,00	0,00

Annexes

Annexe G :

C. Richard-Hansen, G. Jaouen, T. Denis, O. Brunaux, E. Marcon and S. Guitet (on line). Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* doi:10.1017/S0266467415000255

Landscape patterns influence communities of medium- to large-bodied vertebrates in undisturbed terra firme forests of French Guiana

Cécile Richard-Hansen^{1*}, Gaëlle Jaouen², Thomas Denis¹, Olivier Brunaux³, Eric Marcon² and Stéphane Guitet⁴

Abstract

Whereas broad-scale Amazonian forest types have been shown to influence the structure of the communities of medium- to large-bodied vertebrates, their natural heterogeneity at smaller scale or within the terra firme forests remains poorly described and understood. Diversity indices of such communities and the relative abundance of the 21 most commonly observed species were compared from standardized line-transect data across 25 study sites distributed in undisturbed forests in French Guiana. We first assessed the relevance of a forest typology based on geomorphological landscapes to explain the observed heterogeneity. As previously found for tree beta-diversity patterns, this new typology proved to be a non-negligible factor underlying the beta diversity of the communities of medium- to large bodied vertebrates in French Guianan terra firme forests. Although the species studied are almost ubiquitous across the region, they exhibited habitat preferences through significant variation in abundance and in their association index with the different landscape types. As terra firme forests represent more than 90% of the Amazon basin, characterizing their heterogeneity – including faunal communities – is a major challenge in neotropical forest ecology.

Keywords

animal communities, diversity, environmental heterogeneity, French Guiana, landscape ecology, species-habitat association.

¹ ONCFS, UMR EcoFoG, BP 316, F-97310 Kourou, French Guiana.

² AgroParisTech, UMR EcoFoG, BP 316, F-97310 Kourou, French Guiana.

³ ONF, Direction Régionale de Guyane, F-97307 Cayenne, French Guiana.

⁴ INRA, UMR Amap, TA A51/PS2, F-34398 Montpellier Cedex 5, France.

* Corresponding author: cecile.richard-hansen@ecofog.gf

Contents

Introduction	1
1 Methods	2
1.1 Study area: French Guiana	2
1.2 Animal abundance	3
1.2.1 Environmental characteristics of the study sites	3
1.2.2 Data analysis	3
2 Results	6
2.1 Structure of animal communities in various landscapes	6
2.1.1 Diversity of landscape communities	6
2.1.2 Characterization of landscape communities	7
3 Discussion	8
3.1 Landscape communities characteristics	9
3.2 Relevance of the landscape typology for communities of medium- to large-bodied vertebrates	10
Acknowledgements	10
Literature Cited	10

Introduction

Although they are often iconic and well known to forest dwellers, precise information is lacking on the distribution and ecological preferences of most vertebrate species in neotropical forests. In central Amazonia, previous studies revealed that the structure of communities of medium- to large-bodied vertebrates varies according to

the two major forest types: seasonally inundated forests (*várzea*) and terra firme forests (Haugaasen & Peres 2005a, b, 2008). According to these studies, seasonally inundated forests appeared to be less diverse but carry higher densities and biomass of primates compared to the well-drained uplands (terra firme). However, at finer geographical scale (*i.e.* within each category), the inherent heterogeneity of these faunal communities remains poorly documented, with the exception of some mainly descriptive studies focused on primate communities (Buchanan-Smith *et al.* 2000, Freese *et al.* 1982, Heymann *et al.* 2002, Sussman & Phillips-Conroy 1995), and a more recent and detailed analysis in western Amazonia (Palminteri *et al.* 2011). According to these authors, although hunting pressure and/or human impact are often the best predictors of primate community structure, biogeographic and environmental factors also drive community structure. The main descriptive parameter for forest types was still flooded *vs.* unflooded areas, but this parameter was refined as gradient. The same authors also pointed out that the drivers may be more a combination of environmental factors rather than any one factor.

In French Guiana, the whole territory was until recently considered as apparently homogeneous terra firme forest. However, recent research demonstrated the existence of several types of terra firme forest across Amazo-

nia (Anderson *et al.* 2009) or within the Guiana Shield (Fayad *et al.* 2014, Gond *et al.* 2011). Even in a regional context where environmental gradients are quite weak, as is the case of the Guiana Shield, the hyper-diversified tropical rain forest shows a significant gradient of tree composition and strong subregional patterns (Guitet *et al.* 2015). The best factor identified to explain these broad-scale patterns in the floristic and structural diversity of the terra firme rain forest was the geomorphological landscape type (Guitet *et al.* 2013). In the Amazon region, other studies have also linked geomorphological landscape type with forest physiognomy (Anderson *et al.* 2009) and/or biological diversity or community structure (Deichmann *et al.* 2011, Figueiredo *et al.* 2014, Sombroek 2000). Such an integrative variable is thus a good candidate to combine local ecological conditions and to approximate forest structure and composition, but its influence on vertebrate communities has never been tested to date.

In French Guiana, abundance data on medium- to large-bodied vertebrates revealed strong differences across undisturbed forest sites (Richard-Hansen 2006). This study scale is below that typically used for turnover in most Amazonian large-vertebrate species, thereby focusing the analysis of community heterogeneity on niche differentiation and community structure (abundances) rather than dispersal limitation and species replacement

(http://www.iucnredlist.org/mammals/data_types, , Patterson *et al.* 2005). We therefore hypothesized that environmental parameters and forest types can partially explain this heterogeneity in French Guiana, as documented in other forested environments of Amazonia. The influence of the landscape type on the forest structure has been proved (Guitet *et al.* 2015), and the aim of the present study was to assess the relevance of this classification as an underlying driver of the distribution patterns of the communities of medium- to large-bodied vertebrates, with respect to its ability to describe the combination of local environmental factors.

1 Methods

1.1 Study area: French Guiana

French Guiana covers about 85000 km² in the east of the Guiana shield between Suriname and the Brazilian state of Amapa (4°N, 53°W). Altitude generally ranges between 0 and 200 m asl (mean 140 m asl) with few mountain peaks exceeding 800 m. The climate is equatorial with annual rainfall ranging from 3600 mm in the north-east to 2000 mm in the south and the west, with a mean annual temperature of about 26°C. The number of consecutive months with less than 100 mm precipitation (dry season) ranges from two in the north to three in the south with high interannual variation (Sombroek 2001). Savannas and mangroves occur only in the coastal sedimentary plain, while the evergreen rain forest covers

more than 90% of French Guiana (<http://www.fao.org>, Guitet *et al.* 2015). Natural habitats show slight variability and high species diversity, with a complex tree community and often more than 150–200 species ha⁻¹ (Sabatier *et al.* 1997).

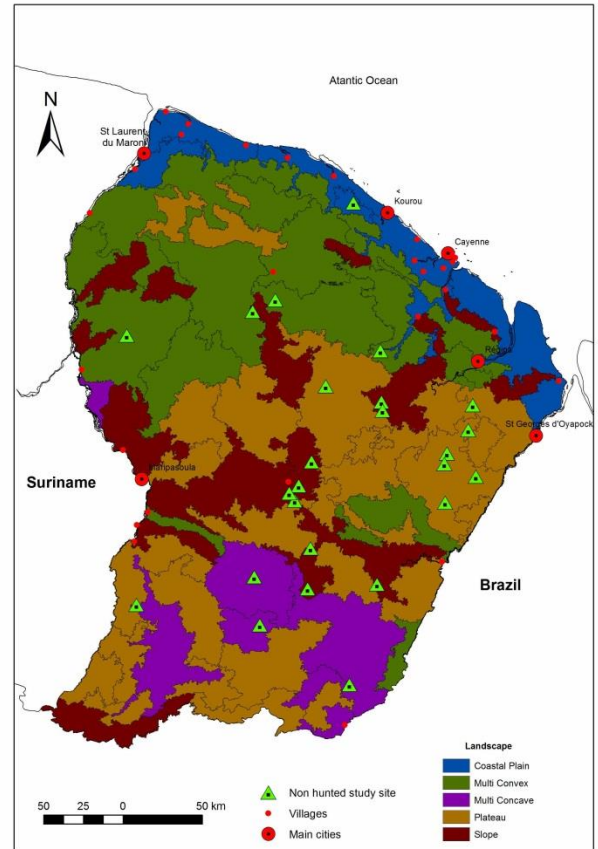


Figure 1: Location of 25 undisturbed study sites in French Guiana, and their distribution within the five landscape types, characterized from a geomorphological analysis based on a digital elevation model.

Overall human density is below 3 inhab. km⁻², and 75% of the population is restricted to the five major towns, with the remaining population living in a few small villages and settlements (<http://www.insee.fr>) mainly along the two main rivers that form the borders with Suriname and Brazil (Figure 1). A National Park covers 34 million ha, 20 million ha of which comprise the core area where only the resident population is allowed to hunt for subsistence. Roads are limited to a less than 50 km-wide northern coastal strip, while the rest of the country is accessible only by boat or by small airplane from Cayenne to a few main settlements. Timber harvesting and agriculture are contained in subcoastal areas, covering currently around 2 million ha, close to the biggest towns and main roads. Consequently, most of the hunting pressure is applied on the northern coastal strip, along main rivers and streams and around the scattered villages.

1.2 Animal abundance

Standardized line transect surveys (Buckland *et al.* 1993) were conducted at 25 different study sites across French Guiana. The study sites are very isolated and most can be accessed only by helicopter or several days walking, so we consider that there was no strong or recent hunting pressure, even by autochthonous populations. The same field design was implemented at each site, consisting of four 3-km-long trails radiating from a central place (campsite). This design makes it possible to account for small local variations in the environment, including topographic features or scattered resources (fruiting trees), within a single global abundance index, characterizing a similar area for each site surveyed. Transects were walked at less than 1 km h⁻¹ every morning (7h00-11h00) and afternoon (14h30-18h00) by only one observer per trail, systematically alternating transects on consecutive days to avoid observer bias. All encounters with focal species and their localization on the trail were systematically recorded and the perpendicular distance between the animal and the transect was measured to the nearest metre with a laser range finder. Transects were surveyed an average \pm SD of 13.7 ± 1.9 times each, during an 8-d field session. Total survey effort per site ranged from 140 to 210 km (average \pm SD = 163 ± 17.7 km), with a cumulative survey effort of 4073 km across 99 individual transects at 25 sites. The minimum effort required for reliable estimates of abundance and richness in this environment was estimated at 100 km (de Thoisy *et al.* 2008). The surveys were all conducted during the dry season (September-December) to avoid interference with potential seasonal variation. Thirty-seven species were recorded (mammals weighing > 0.5 kg and large terrestrial birds), and diversity estimates were based on this pool of species. For abundance comparisons, we focused on the 21 most frequent species, including primates, ungulates, caviomorph rodents, large terrestrial birds (cracids, tinamous, trumpeters, guans) and tortoises, for which reliable index of abundance could be calculated. Tinamidae species (*Crypturellus* spp. and *Tinamus major*) were grouped because many observations lacked clear identification.

1.2.1 Environmental characteristics of the study sites

The environment was characterized by the geomorphological landscape type defined by Guitet *et al.* (2013). This typology was developed from a multi-scale geomorphological diversity analysis based on a digital elevation model computed from a fine Shuttle Radar Topography Mission images (SRTM, 30 m resolution). Variations in micro-relief defined 12 landform types whose spatial distribution drew 82 different patches classified in 10 landscape types that can be grouped under five main categories: (1) coastal plain, (2) plateau, (3) mountain, (4) multi-convex and (5) multi-concave landscape. The joint-valleys are considered with the multi-convex category (Guitet *et al.* 2013). Recent results showed that the structure and composition of the forest is clearly influenced by these landscape types

(Guitet *et al.* 2015). Coastal plains (N = 2 sites in this study), located in the northern part of French Guiana, are lowland forests on Quaternary marine sediments. They are characterized by a relatively low canopy (28 m in height), high density of small trees, and relative high abundance of Clusiaceae, Caesalpinoideae and Lecythidaceae. The plateau category (N = 8 sites) includes several types of relatively flat relief of moderate elevation dissected to a varying extent by rivers, exclusively covered by well-drained ferralsols with very localized hydromorphic soils. Burseraceae, Mimosoideae and Caesalpinoideae are dominant tree families, but high abundances of palms are also found. Small inselbergs are also frequent. Sloping areas (N = 9 sites), locally called mountains despite their modest altitudes (< 840 m asl), are characterized by higher relief with many slopes. The dominant forest type is characterized by a high canopy (35-40 m), high basal-area values and the abundance of very large trees, with high diversity and much more infrequent families such as Vochysiaceae, Malvaceae and Annonaceae being more abundant compared to other forest types. The multi-convex landscape (N = 3 sites) is dominated by more or less regular hills with a dense hydrographic network, and dominance of Lecythidaceae and Caesalpinoideae. The soil cover is more diversified mixing clayic ferralsols with more sandy or loamy soils acrisols. The multi-concave landscape (N = 3 sites) corresponds to large peneplains in the south, characterized by very flat relief, covered by leached and partially inundated soils during the wet season, although the water levels never rise as high as in the Amazonian várzea forests. The canopy is low (30 m high) and discontinuous, and vegetation is characterized by the dominance of Burseraceae, Mimosoideae and Myristicaceae with relatively few large trees and dense understorey with few palms. Finding undisturbed sites was harder in some landscapes types because of proximity of human settlements (coastal plain) or difficult access (multi-concave landscape), thus explaining the unbalanced sampling.

Six other broad-scale environmental variables were also tested: the biogeographical region (Paget 1999), the vegetation type based on remotely sensed landscape classes (RSLC) from the VEGETATION sensor of the SPOT-4 satellite (Gond *et al.* 2011), annual rainfall (Meteo France, unpubl. data), the proportion of hydromorphic soils, the mean slope and the mean differences in altitude for the area. The last three variables were extracted from a digital elevation model computed from fine-resolution Shuttle Radar Topography Mission images (SRTM, 30 m resolution). All these data were computed for a circle with a 4-km radius encompassing the survey transects.

1.2.2 Data analysis

Index of abundance of groups encountered per 10 km walked (elsewhere referred to as encounter rate, *sensu* Buckland *et al.* 1993) were calculated to control for overall differences in sampling effort (Peres 1997). Perpendicular distances (PD) were recorded, but not enough observations of each species were made at each site to

correctly estimate the detection function for all of them and hence to calculate densities. However, we assumed that this index of abundance (hereafter, abundance) of different species could be compared between sites because, except for agouti (*Dasyprocta leporina*), the distributions of the distances of observation were not statistically different (ANOVA on $\log(\text{PD})$, $P > 0.5$).

The dissimilarity between faunal communities in different landscape types was first tested by permutational multivariate analysis of variance on the site \times species tables of raw counts of the 21 most common species, using chi2 distance matrices. The Adonis test was selected because it is more robust and less sensitive to dispersion effects (within-group variation) than some of its alternatives (ANOSIM, etc.) (Anderson 2001). We also tested the pertinence of the landscape typology as an potential explanatory variable in this variation using a between-class correspondence analysis (BCA), which is a particular case of correspondence analysis on instrumental variable (*i.e.* canonical correspondence analysis) with only one categorical variable (Dolédéc & Chessel 1989, Dray & Dufour 2007, Dray *et al.* 2012, Péliissier *et al.* 2003). A correspondence analysis was first performed on the site \times species tables of raw counts of the 21 most common species, and between-class analysis was then performed on the results (site coordinates), with the landscape type of each site as categorical variable. From this analysis, the between-class inertia is the proportion of total inertia of the table explained by the landscape variable, while the within-class inertia is the proportion of total inertia not explained by this variable. The statistical significance of this portion of initial variance captured by this instrumental variable was tested with Monte Carlo row permutation tests against the null hypothesis of no relation between species assemblage and landscape type (Couteron *et al.* 2003). The same analysis was made for the six other variables. These analyses were performed with the *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *vegan*-packages in R.

Diversity of communities and meta-communities – Crude richness of a study site is the number of species recorded during the survey, within the fixed maximum of 37 focal species. We calculated the diversity profile for each site community, and for each meta-community created by pooling the sites belonging to the same landscape type. The diversity profile plots the value of Hill numbers (Hill 1973) against the order of diversity q (Kindt *et al.* 2006, Patil & Taillie 1982). Hill numbers are the transformation of Tsallis entropy values into an effective number of species, *i.e.* the number of species of equal frequency that would yield the same diversity as real data (Jost 2006). Tsallis entropy qH (Tsallis 1988) generalizes the classical indices of diversity in a parameterized measure, where the choice of the parameter gives more or less importance to rare species: 0H is the number of species minus 1, 1H is Shannon's entropy (Shannon 1948) and 2H is Simpson's index (Simpson 1949). All values of diversity were corrected for estimation bias (Marcon *et al.* 2014): the Chao & Shen (2003) estimator

applies to small values of q , that of Grassberger (1988) to high values.

We tested the relevance of landscape type as a diversity predictor. We first pooled sites within one landscape type, and then pooled all landscape types together, allowing the measurement of β diversity across both levels (Marcon *et al.* 2012). We tested the observed ratio of β diversity between landscapes over β diversity within landscapes against its distribution under the null hypothesis of independence between sites and landscapes: we shuffled sites among landscapes and calculated the ratio of β diversity 1000 times. A result of the test was considered significant if the actual ratio was in the last five percentiles of the distribution of the simulated values, showing that β diversity between landscapes was higher (relative to β diversity within landscapes) than under the null hypothesis. An alternative, more intuitive test would address the ratio of β entropies. Although it is more similar to a classical analysis of variance (since the total β entropy is the sum of within and between landscape β entropies), it suffers from the drawbacks discussed by Jost (2008). β entropy is constrained by the value of α entropy, thereby invalidating the test. Diversity estimates and comparison were made with R package *entropart* (Marcon & Hérault 2015).

Finally, we looked for species-landscape associations using the set of indices initially proposed by Dufrêne & Legendre (1997) to study species assemblages and habitat types. Our aim here focused on the relative abundance of the 21 most common species occurring in most sites rather than that of rare or indicative species. Following De Caceres & Legendre (2009), we thus selected the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}), which is the Pearson correlation computed between a quantitative vector (*i.e.* the vector containing the species abundance values at the various sites) and a binary vector (*i.e.* the vector of site membership values) rather than the better known indicator value index (IndVal). To account for the unequal number of sites in the different landscape types, we used the corrected group-equalized index (r_{pb}^g), (De Caceres & Legendre 2009). The significance of these associations was tested by Monte Carlo permutation tests. We also tested the difference in species abundance in sites belonging to one particular landscape compared to sites located in different landscapes by permutation tests, after Sidak's correction for multiple testing. We then considered whether combining basic landscape types would better match species preferences (De Caceres *et al.* 2010). It may also happen that a particular site group has no indicator or associated species even if its sites have a community composition that is clearly distinct from the sites of other site groups (De Caceres *et al.* 2012). In these cases, the joint occurrence of two or more species has a higher positive predictive value for the site group than the two species taken independently, so we also explored correlation values for combinations of species (De Caceres *et al.* 2012). All analyses mentioned in this section were computed with the R package *indicspecies*.

Table 1: Index of abundance (number of observations per 10 km) recorded for 21 species in 25 undisturbed sites in French Guiana, and according to the different landscape types (MCV: multi-concave; MCX: multi-convex; PLA: plateau; PLN: coastal plains; SLO: sloping areas). Abundance significantly higher or lower compared to all other sites: **: $P \leq 0.05$; abundance significantly higher or lower compared to other landscapes: ††: $P \leq 0.05$ (permutation test, corrected P-value for multiple comparisons).

	General mean ± SD	Landscape				
		MCV	MCX	PLA	PLN	SLO
Primates						
<i>Alouatta macconnelli</i> (Linnaeus, 1976)	0.56 ± 0.30	0.71	0.42	0.61	0.45	0.52
<i>Ateles paniscus</i> (Linnaeus, 1758)	1.19 ± 0.76	0.81	1.31	0.96	0.36	††1.66**
<i>Cebus apella</i> (Linnaeus, 1758)	0.85 ± 0.46	0.96	1.04	0.61	1.69**	0.79
<i>Cebus olivaceus</i> (Schomburgk, 1848)	0.24 ± 0.24	0.19	0.45	0.21	††0.00**	0.25
<i>Pithecia pithecia</i> (Linnaeus, 1766)	0.06 ± 0.08	0.16	0.00	0.06	0.07	0.04
<i>Saguinus midas</i> (Linnaeus, 1758)	0.41 ± 0.31	0.53	0.55	0.32	0.92	0.30
<i>Saimiri sciureus</i> (Linnaeus, 1758)	0.04 ± 0.09	0.15	0.00	0.00	0.10	0.03
Ungulates						
<i>Mazama americana</i> (Erxleben, 1777)	0.43 ± 0.29	0.33	0.32	0.53	0.30	0.43
<i>Mazama nemorivaga</i> (F.Cuvier, 1817)	0.44 ± 0.29	0.39	0.34	0.51	0.59	0.39
<i>Pecari tajacu</i> (Linné, 1758)	0.29 ± 0.20	0.34	0.07	0.41	0.41	0.22
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	0.03 ± 0.06	0.02	0.00	0.02	0.00	0.05
<i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	0.05 ± 0.07	0.00	0.06	0.04	0.07	0.06
Rodents						
<i>Dasyprocta leporina</i> (Linné, 1758)	1.48 ± 0.75	1.66	2.26	1.27	2.50	††1.11
<i>Myoprocta acouchy</i> (Erxleben, 1777)	0.57 ± 0.33	0.72	0.50	0.52	0.65	0.57
Birds						
<i>Crax alector</i> (Linnaeus, 1776)	0.57 ± 0.33	0.33	0.48	0.60	0.49	0.66
<i>Odontophorus gujanensis</i> (J.F. Gmelin, 1789)	0.31 ± 0.31	0.54	0.04	0.42	0.00	0.30
<i>Ortalis motmot</i> (Linnaeus, 1766)	0.02 ± 0.07	0.13	0.02	0.01	0.00	0.00
<i>Penelope marail</i> (S. Müller, 1776)	0.33 ± 0.17	††0.59**	0.11**	0.32	0.42	0.31
<i>Psophia crepitans</i> (Linnaeus, 1758)	1.05 ± 0.66	1.44	0.87	0.97	1.29	1.01
Tinamidae	2.20 ± 0.89	3.33**	2.11	2.12	2.29	1.92
Reptile						
<i>Chelonoidis denticulata</i> (Linnaeus, 1766)	0.19 ± 0.17	0.45**	0.20	0.12	0.24	0.16

Table 2: Analysis of variance between the communities of medium- to large-bodied vertebrates in 25 study sites in French Guiana, according to seven environmental variables. Partial R-square from permutational multivariate analysis of variance (Adonis test), tested with permutation test with pseudo-F. Between-class inertia from of a principal component analysis with respect to the instrumental variable (PCAIV) performed on the coordinates of a correspondence analysis, tested by Monte Carlo test. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$

	Landscape	Vegetation type	Biogeography	% hydromorphic soil	Mean Slope	Difference in altitude	Annual rainfall
Partial R^2 (Adonis test)	0.24**	0.17	0.15**	0.16***	0.14**	0.13*	0.12*
% between-class inertia	0.24**	0.20*	0.15***	0.15**	0.14*	0.13*	0.13*

2 Results

Abundances of common species varied greatly across French Guiana, even in areas with no strong or recent human influence of hunting, logging or gold mining (Table 1). Nine out of 21 species were present in each of the 25 sites, 15 were present in at least 90% of sites (more than 21) and 12 showed a null kilometeric index abundance at least once. These 12 species may be totally absent from the site or present in densities that were too low to be detected with our sampling protocol.

2.1 Structure of animal communities in various landscapes

The permutational multivariate analysis of variance (Adonis test) on animal communities according to the various environmental variables showed that the proportion of variance explained by the landscape variable was the highest ($R^2 = 0.24$), and significant according to permutation test (Table 2). The between-class analysis also revealed that 24.3% of the total inertia of the data was explained by the instrumental variable of landscape typology.

The Monte-Carlo row permutation test for this unique environmental variable was significant ($P = 0.007$). Moreover, the graphic representation of the results of this between-class analysis showed that multi-convex and multi-concave landscapes presented the most distinct vertebrate assemblages, while plateau and mountain communities were less clearly distinguished (Figure 2). The main structuring species are shown on the graph, and their affinities with the various landscapes were tested subsequently with the correlation index. All the other environmental variables tested explained a smaller proportion of total inertia with both analyses (Table 2).

2.1.1 Diversity of landscape communities

For each individual site community, Simpson diversity varied from eight to 16 effective species, and richness ($q = 0$) estimated with Chao and Shen's bias correction (approximately equal to the Jackknife 1 or Chao 1 estimators) was between 18 and 31 (Table 3). With a few

exceptions, the highest richness values corresponded to sites in multi-concave landscapes and the lowest richness values to sites in multi-convex ones, with values for plains and mountainous sites between the two. Considering Simpson diversity, however, mountain sites were among the lowest values.

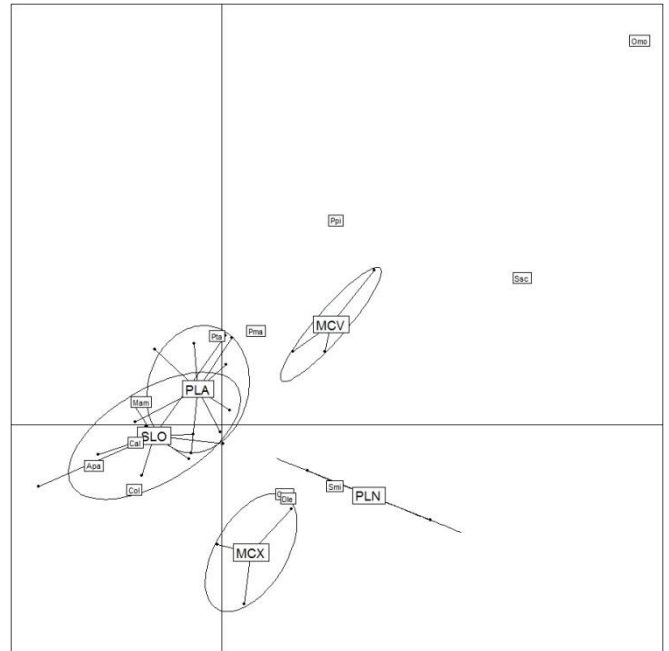


Figure 2: Between-class analysis of the communities of medium- to large-bodied vertebrates in 25 study sites in five landscape types in terra firme forests of French Guiana. The ellipses graphically sum up each landscape type (MCX = multi-convex; MCV = multi-concave; PLA = plateau; SLO = sloping areas; PLN = coastal plain) by covering 67% of the sites belonging to the landscape type; the centre of each ellipse is the centre of gravity of these sites. Main structuring species are indicated (Omo: *Ortalis motmot*, Ssc: *Saimiri sciureus*, Ppi: *Pithecia pithecia*, Pma: *Penelope marail*, Pta: *Pecari tajacu*, Mam: *Mazama americana*, Cal: *Crax alector*, Apa: *Ateles paniscus*, Col: *Cebus olivaceus*, Smi: *Saguinus midas*, Dle: *Dasyprocta leporina*).

The beta diversity between landscape meta-communities was significantly different ($P < 0.05$) from the beta diversity between random meta-communities for q values of between 0.2 and 1.9. Common species were more evenly distributed in the various landscapes, and were

present everywhere: less common species made the difference between landscapes; ignoring them (choosing high values of q) made the test inconclusive. For small values of q , a lack of power of the test was involved: bias correction was more important, and so was the variance of the estimator of diversity.

Table 3: Main diversity indices, corresponding to three entropy values (q), for the medium- to large-bodied vertebrate communities in 25 study sites in terra firme forests of French Guiana, according to their landscape type. Values correspond to effective number of species. Landscape types: MCV = multi-concave, 3 sites; MCX = multi-convex, 3 sites; PLA = plateau, 8 sites; PLN = coastal plains, 2 sites; SLO = sloping areas, 9 sites.

Site	Diversity index		
	Richness ($q = 0$)	Shannon ($q = 1$)	Simpson ($q = 2$)
MCV.1	31.3	18.1	14.1
MCV.2	21.7	13.8	11.0
MCV.3	26.3	18.2	15.3
MCX.1	22.4	13.6	10.1
MCX.2	22.6	11.9	09.0
MCX.3	23.5	14.1	11.1
PLA.1	20.9	14.9	12.3
PLA.2	25.7	16.5	12.7
PLA.3	22.6	14.2	11.3
PLA.4	23.7	15.5	12.3
PLA.5	22.0	15.0	13.1
PLA.6	24.0	17.6	15.4
PLA.7	26.6	19.0	16.3
PLA.8	18.9	13.8	10.8
PLN.1	23.3	12.8	08.6
PLN.2	17.8	14.6	12.2
SLO.1	23.3	12.2	07.9
SLO.2	19.7	13.9	11.5
SLO.3	23.8	13.8	09.3
SLO.4	23.7	15.2	12.4
SLO.5	23.3	13.5	09.5
SLO.6	24.6	16.2	13.7
SLO.7	22.9	16.9	14.6
SLO.8	20.2	14.7	13.0
SLO.9	23.6	15.1	11.6

The diversity profiles of the five meta-communities (γ diversity) corresponding to the five landscape types differed, whatever the order of entropy considered ($0 \leq q \leq 2$, i.e. from the number of species to Simpson diversity, Figure 3). The most diverse meta-community is encountered in the multi-concave landscape, despite the small sample size in this category, and the least diverse in the plain and multi-convex landscapes. Plateaux and mountainous areas were intermediate in terms of diversi-

ty, the steeper-sloped areas were more diverse than plateaux when rare species were considered ($q = 0$), and the reverse when only common species were considered ($q = 2$).

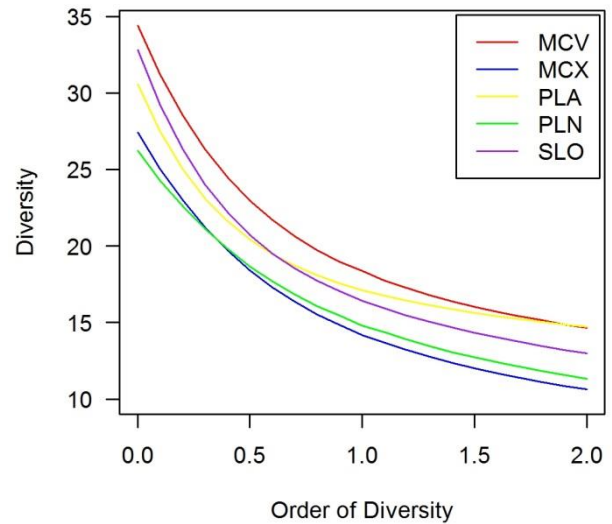


Figure 3: Gamma diversity profiles of the communities of medium- to large-bodied vertebrates in the five landscape types (MCX = multi-convex; MCV = multi-concave; PLA = plateau; SLO = sloping areas; PLN = coastal plain), as estimated by diurnal line-transects conducted in 25 non-disturbed study sites in terra firme forest in French Guiana.

2.1.2 Characterization of landscape communities

The multi-concave landscape was positively associated with the largest number of species (Table 4). Six species had a correlation coefficient $r_{pb}^s \geq 0.5$ for this landscape category. *Penelope marail*, *Ortalis motmot*, Tinamidae and the tortoise *Chelonoidis denticulata* were the most characteristic species, and *Saimiri sciureus* and *Pithecia pithecia* were the most typically associated primates. Moreover, despite lower scores and no statistical significance, four more species had their maximum correlation coefficient in multi-concave landscapes (*Alouatta macconnelli*, *Psophia crepitans*, *Odontophorus guyanensis* and *Myoprocta acouchi*). These results on association tendencies between species and landscapes are confirmed by comparisons of abundance. The abundance of *S. sciureus*, *O. guyanensis*, *O. motmot*, *P. marail*, *C. denticulata* and tinamidae were significantly higher in multi-concave landscapes than in other landscapes and/or other sites combined (Table 1). In contrast, two species had negative r_{pb}^s in these areas: *Tapirus terrestris* and *Crax alector* ($r_{pb}^s = -0.4$ and -0.3 respectively) (Table 4). Finally, two of the three top-ranked sites in terms of crude richness were also located in a multi-concave landscape, and they also belonged to the three top-ranked sites regarding total abundance (total abundance, all species combined).

Table 4: Association of 21 medium- to large-bodied vertebrate species with five landscape types in French Guianan pristine rainforest, as estimated by point-biserial correlation coefficient, corrected for unequal sampling in different landscapes (r_{pb}^g).

MCV: Multi-concave; MCX: Multi-convex; PLA: Plateau; PLN: Coastal plains; SLO: sloping area. Monte Carlo Permutation test: **: $P \leq 0.05$; ***: $P \leq 0.01$

	Landscape				
	MCV	MCX	PLA	PLN	SLO
Primates					
<i>Alouatta macconnelli</i>	0.3	-0.2	0.1	-0.2	0
<i>Ateles paniscus</i>	-0.2	0.2	0	-0.5	0.5
<i>Cebus apella</i>	-0.1	0	-0.4	0.7 ***	-0.2
<i>Cebus olivaceus</i>	-0.1	0.5	0	-0.5	0.1
<i>Pithecia pithecia</i>	0.5	-0.3	0	0	-0.1
<i>Saguinus midas</i>	0	0	-0.3	0.5	-0.3
<i>Saimiri sciureus</i>	0.5	-0.3	-0.3	0.2	-0.1
Ungulates					
<i>Mazama americana</i>	-0.1	-0.1	0.3	-0.2	0.1
<i>Mazama nemorivaga</i>	-0.1	-0.2	0.1	0.3	-0.1
<i>Pecari tajacu</i>	0.1	-0.6	0.3	0.3	-0.2
<i>Tayassu pecari</i>	0	-0.2	0	-0.2	0.4
<i>Tapirus terrestris</i>	-0.4	0.1	0	0.2	0.1
Rodents					
<i>Dasyprocta leporina</i>	-0.1	0.3	-0.3	0.4	-0.4
<i>Myoprocta acouchy</i>	0.2	-0.1	-0.1	0.1	0
Bird					
<i>Crax alector</i>	-0.3	-0.1	0.2	-0.1	0.3
<i>Odontophorus guyanensis</i>	0.4	-0.3	0.2	-0.4	0.1
<i>Ortalis motmot</i>	0.6	-0.1	-0.1	-0.2	-0.2
<i>Penelope marail</i>	0.6 **	-0.6	-0.1	0.2	-0.1
<i>Psophia crepitans</i>	0.3	-0.2	-0.1	0.1	-0.1
Tinamidae	0.5	-0.1	-0.1	0	-0.2
Reptiles					
<i>Chelonoidis denticulata</i>	0.6	-0.1	-0.3	0	-0.2

Cebus apella was clearly associated with coastal plains ($r_{pb}^g = 0.7$, $P < 0.05$, Table 4). The abundance of this species was significantly higher there than at all the other sites combined, (Table 1) ($P < 0.05$). *Saguinus midas* also reached its maximum levels in this plain landscape. In contrast, *Ateles paniscus* and *Cebus olivaceus* had their lowest and negative coefficient there ($r_{pb}^g = -0.5$), and the abundance of *C. olivaceus* was significantly lower than in other landscape types.

The associations between all species and the multi-convex, mountainous or plateau landscapes were all weaker, ($r_{pb}^g \leq 0.5$), and none was statistically significant. *Cebus olivaceus* was the only species showing some association with multi-convex areas ($r_{pb}^g = 0.5$) and a higher abundance than in other landscapes, while

nine species showed a negative association with this landscape, among which most conspicuously *Pecari tajacu* and *Penelope marail* ($r_{pb}^g = -0.6$) (Table 1). *Ateles paniscus* tended to show a maximum association with the mountainous landscape ($r_{pb}^g = 0.5$; abundance significantly higher than in other landscapes and other sites ($P < 0.05$)), whereas *Dasyprocta leporina* and the small primate *Saguinus midas* showed their minimum and negative values in this landscape type (Table 1). The abundance of *D. leporina* was significantly lower in mountainous landscapes than in other landscapes ($P < 0.05$) (Table 1). *Mazama americana* was the species most associated with plateaux ($r_{pb}^g = 0.3$, and *Cebus apella* the least ($r_{pb}^g = -0.4$, Table 4).

Another analysis considered if combining landscapes matched species preferences better. Whereas several species remained more strongly associated with a single landscape type, some species turned out to be more strongly associated with a combination of landscapes. *Penelope marail* and *Saimiri sciureus* appeared to be associated with the combination of smoothed landscapes, i.e. multi-concave + plain ($r_{pb}^g = 0.7$, $P < 0.05$ and $r_{pb}^g = 0.6$, $P < 0.1$ respectively), *Ateles paniscus* tended to be associated with the most hilly landscapes, i.e. mountain + multi-convex ($r_{pb}^g = 0.5$) and *Dasyprocta leporina* with the most northern landscapes, i.e. multi-convex+ plain ($r_{pb}^g = 0.6$, $P = 0.1$).

Finally, another analysis looked for associations between combinations of two or more species and various landscapes. Multi-concave landscape appeared to be characterized by a large multi-species community, mainly comprising birds (*Odontophorus guyanensis*, *Penelope marail*, *Ortalis motmot*, Tinamidae), the small primate *Saimiri sciureus* and the tortoise *Chelonoidis denticulata*; the plateau landscape by the simultaneous abundance of *Pecari tajacu* and *Mazama americana*, and the multi-convex landscape by the combined high abundance of *Cebus olivaceus* and *Dasyprocta leporina*.

3 Discussion

We found that the geomorphological typology of landscapes is a non-negligible factor driving the structure and the beta-diversity patterns of medium- to large-bodied vertebrate communities in terra firme forests in French Guiana. The geomorphological landscapes combine effects of geology, climate, relief and history in one descriptive variable. As previously found for tree beta-diversity patterns, this integrated parameter better explains the differences between animal communities than some simple environmental parameters separately.

Habitat preference results in the disproportionate use of some resources and/or conditions over others. Habitat selection can be considered at various scales, previously defined as four selection orders (Johnson 1980). At small spatial and temporal scales, animals select different local resources or conditions. As both

scales increase, these individual behavioural decisions result in survival and reproductive performances at the levels of individuals and populations. Over evolutionary time, these habitat choices contribute to the species' environmental niche or functional habitat (Gaillard *et al.* 2010). In the same way, De Caceres & Legendre (2009) stated that the *rgpb* value, computed from relative abundance, indicates the degree of preference of species for a target landscape compared to the other landscapes, and that 'negative correlation values tell us when a species "avoids" the target site group' (also referred to as 'negative fidelity' by phytosociologists). Following these assumptions, we interpreted the higher abundance of species in a particular habitat as a preference of this species for this habitat, resulting in higher abundance.

Some species, as the howler monkey *Alouatta macconnelli*, appeared to be generalists or ubiquitous, and were not associated with any particular landscapes. This is consistent with other studies generally considering howler monkey as a generalist plastic species, with a varied diet (Julliot & Sabatier 1993, Simmen *et al.* 2001) and few particular requirements (Lehman 2004, Schwarzkopf & Rylands 1989). Some other species appear to have more restricted distribution: *Saimiri sciureus* were only detected in three study sites and *Pithecia pithecia* in 12. This may be related to very special habitat requirements leading to a true patchy distribution, or to very low densities in the other sites, in both cases denoting some habitat preferences although no significant results were highlighted in this study. In contrast, *Cebus apella* is a very common species encountered all over the country, but our results showed a clear preference for plain landscape type, in which they are particularly abundant. Among birds, the smallest species are characteristic of the low-altitude southern area, while *Penelope marail* is more generally associated with all the flat relief areas (northern plains and southern multi-concave area). On the other hand, *Crax alector* appears to favour steeper areas. In French Guiana, the distribution of *Crax alector* in various habitats and with respect to environmental parameters has been analyzed more precisely, showing a clear positive relationship between *C. alector* densities and the mean slope of the prospected site (Denis 2012).

Few species appeared really specialized, but although most species taken separately do not demonstrated strong habitat preferences, their assemblages produced typical communities in the various landscapes types.

3.1 Landscape communities characteristics

The multi-concave forest type appears to be the preferred habitat of a large set of species. These relatively low-elevation forests also host higher diversities of both rare and common species. We hypothesize that the lower and fragmented canopy provides a better-lit environment, with vertical strata and a greater diversity of niches. The

flat environment at lower elevations can also be considered as less constraining. However one site appears to be quite different from the others with respect to most of the parameters considered, in particular for its much lower diversity. However, this site (the Waki basin) is also considered to be a very particular forest habitat type, and should probably be considered and characterized separately (Guitet *et al.* 2013, 2015).

In contrast, the other landscapes were the preferred habitat of only one or two species, and the α diversities of these sites were also lower. For example, the correlation coefficients of all animal species with montane environments were generally low, and very often negative, and only two species tended to be associated (*Ateles paniscus* and *Crax alector*). The α richness ($q = 0$) of each mountainous site was rather low (20-24), even if the estimated richness of the meta-community of whole mountainous landscape (γ diversity) was among the highest, and was similar to that of the multi-concave meta-community (32.8). These two results may indicate that our mountain sample is rather heterogeneous (greater turnover), or that many less abundant species are present in these environments, but were difficult to detect and hence only randomly detected by our sampling method. However, the larger number of study sites in this category may also explain this higher γ diversity. *Cebus olivaceus* and *Dasyprocta leporina* were the only species to be positively associated with multi-convex landscapes. These areas are generally characterized by high abundance of the tree families Lecythidaceae and Caesalpinioideae, and of several species of palm tree ($> 200 \text{ ha}^{-1}$), which could explain the high abundance of this rodent (Cid *et al.* 2013). As for mountainous or multi-convex areas, few animal species clearly showed preference for plateaux, but the combined abundance of red brocket deer *Mazama americana* and the collared peccary *Pecari tajacu* is nevertheless characteristic of these environments. Like for mountainous areas, the mean α diversity was relatively low whereas the global γ diversity was higher (for $q = 0$), which could also be linked with the large sample size in this category. Moreover, the definition of 'plateau' used in this study was probably too broad, and combined habitats that were too dissimilar. A finer-scale landscape typology identified three different types of plateaux (Guitet *et al.* 2013), but we lacked sufficient replicates to analyze the potential differences in the vertebrate community in these subcategories. In the same way, the two study sites considered in this study in the 'plain' category are in fact quite different and belonged to different types in the finer typology (Guitet *et al.* 2013). The coastal plain is the most extensively inhabited and consequently hunted area (de Thoisy *et al.* 2010), so finding replicates in undisturbed localities is challenging.

In all cases, it should be kept in mind that the diversity values estimated here depend on the methodology used, which mainly concerns the large diurnal species potentially detected during line transects. Some taxa may

be underrepresented by this method, particularly nocturnal species and felids.

3.2 Relevance of the landscape typology for communities of medium- to large-bodied vertebrates

Our results highlight the influence of broad habitat categories on medium- to large-sized vertebrate communities in upland terra firme forests of French Guiana. An integrative parameter, the geomorphological landscapes proposed by Guitet *et al.* (2013), explains this heterogeneity better than most of the single parameters related to it. This is congruent with the conclusions drawn by Palminteri *et al.* (2011) that each environmental variable examined appeared to contribute to some component of the heterogeneity in primate communities in Peru, none of them being an outstanding contributor. In some cases, however, the geographical scale inherent to this classification (and used in this study) may not match field reality. For example, a medium-sized valley within a larger sloping environment was included in the mountain landscape category, whereas its faunal community was not characteristic of this landscape type (low to medium abundances of *Ateles* and *Crax*, for example). However, the overall floristic composition of this particular site matched the expected one better, according to the classification, than the faunal community (Guitet *et al.* 2015). It is likely that the temporal and geographical scales of these two biodiversity components differ. The vegetation reflects long-term climatic and geomorphologic influences, whereas the large-fauna community should react more rapidly to local conditions and present filter-effects. On the other hand, some species presented affinities with two different landscapes, which for them, probably share key environmental features. For example, *Penelope marail* and *Saimiri sciureus* were associated with both the multi-concave landscapes located in the southern part of French Guiana and with the plains located in the northern part. The common pertinent parameter may be flat relief and low elevations, independently of other parameters. The landscape classification used here permitted sufficient replicates within each type. A finer classification exists, identifying 12 different landscape types instead of five (Guitet *et al.* 2013), including three different forms of plateau, and three types of forest in the coastal plains, but additional sampling is needed to correctly analyze vertebrate assemblages at this finer scale.

A priori classifications of structural habitats do not focus on the meaning of the species distributions, with respect to active habitat selection or to environmental parameter selection by the different species. However, it corresponds to the approach used when designing legislation or policy to manage species in geographical space. Although still rough, our results may help guide territorial management of highly sensitive species, and help analyze the impacts of hunting while accounting for natural variation in abundance in various environments. More generally, the geomorphological-based typology of

landscapes could be used in other countries and/or regions to characterize and predict animal community distribution throughout their territory. Coblenz & Riiter (2004) already pointed out that topography plays a primary role in regional to continental-scale biodiversity, and the landscape level is becoming more and more popular in analysis and/or resource management (Arroyo-Rodriguez & Fahrig 2014, Bonnot *et al.* 2013, Clark & Clark 2000, Hawes *et al.* 2012, Melo *et al.* 2013, Mockrin *et al.* 2011, Priego-Santander *et al.* 2013). The terra firme forests are generally known as oligotrophic forests typically sustaining low biomass densities of primates and other medium-sized to large-sized vertebrates (Emmons 1984, Haugaasen & Peres 2005a, Palacios & Peres 2005). However, they represent approximately 95%, of the Amazon basin (Palacios & Peres 2005), so it is a major challenge to be able to characterize their heterogeneity, including the faunal assemblages with which they are associated.

Acknowledgements

Funding was provided for many years by ONCFS, and came from other external sources including European Funds “HABITAT” and “CHASSE” programs, French Overseas Ministry, French Ministry of environment (ECOTROP program), Parc Amazonien de Guyane PAG, ONF Office National des Forêts, CNRS Nouragues funds. EM and GJ and TD were supported by an “Investissement d’Avenir” grant managed by Agence Nationale de la Recherche (CEBA, ref. ANR-10-LABX-0025). We are very grateful to all participants in transect surveys, including ONCFS and PAG staff and some hard-working and passionate volunteers.

Literature Cited

- ANDERSON, L. O., MALHI, Y., LADLE, R. J., ARAGÃO, L. E. O. C., SHIMABUKURO, Y., PHILLIPS, O. L., BAKER, T. R., COSTA, A. C. L., ESPEJO, J. S., HIGUCHI, N., LAURANCE, W. F., LOPEZ-GONZALEZ, G., MONTEAGUDO, A. L., NUÑEZ-VARGAS, P., PEACOCK, J., QUESADA, C. A., ALMEIDA, S. & VASQUEZ, R. 2009. Influence of landscape heterogeneity on spatial patterns of wood productivity, wood specific density and above ground biomass in Amazonia. *Biogeosciences* 6:1883–1902.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32–46.
- ARROYO-RODRIGUEZ, V. & FAHRIG, L. 2014. Why is a landscape perspective important in studies of primates? *American Journal of Primatology* 76:901–909.
- BONNOT, T. W., THOMPSON, F. R., MILLSPAUGH, J. & JONES-FARRAND, D. T. 2013. Landscape-based population viability models demonstrate importance of strategic conservation planning for birds. *Biological Conservation* 165:104–114.
- BUCHANAN-SMITH, H. M., HARDIE, S. M., CACERES, C. & PRESCOTT, M. J. 2000. Distribution and forest utilization of *Saguinus* and other primates of the Pando Department, Northern Bolivia. *International Journal of Primatology* 21:353–379.

- BUCKLAND, S. T., ANDERSON, D. R., BURNHAM, K. P. & LAAKE, J. L. 1993. *Distance sampling: estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London. 446 pp.
- CHAO, A. & SHEN, T. J. 2003. Nonparametric estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species in sample. *Environmental and Ecological Statistics* 10:429-443.
- CID, B., OLIVEIRA-SANTOS, L. R. & MOURAO, G. 2013. Seasonal habitat use of agoutis (*Dasyprocta azarae*) is driven by the palm *Attalea phalerata* in Brazilian Pantanal. *Biotropica* 45:380-385.
- CLARK, D. B. & CLARK, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management* 137:185-198.
- COBLENTZ, D. D. & RIITTERS, K. H. 2004. Topographic controls on the regional-scale biodiversity of the south-western USA. *Journal of Biogeography* 31:1125-1138.
- COUTERON, P., PÉLISSIER, R., MAPAGA, D., MOLINO, J.-F. & TEILLIER, L. 2003. Drawing ecological insights from a management-oriented forest inventory in French Guiana. *Forest Ecology and Management* 172:89-108.
- DE CACERES, M. & LEGENDRE, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90:3566-3574.
- DE CACERES, M., LEGENDRE, P. & MORETTI, M. 2010. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. *Oikos* 119:1674-1684.
- DE CACERES, M., LEGENDRE, P., WISER, S. K. & BROTON, L. 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods in Ecology and Evolution* 3:973-982.
- DE THOISY, B., BROSSE, S. & DUBOIS, M.-A. 2008. Assessment of large-vertebrate species richness and relative abundance in Neotropical forest using line-transect censuses: what is the minimal effort required? *Biodiversity and Conservation* 17:2627-2644.
- DE THOISY, B., RICHARD-HANSEN, C., GOGUILLON, B., JOUBERT, P., OBSTANCIAS, J., WINTERTON, P. & BROSSE, S. 2010. Rapid evaluation of threats to biodiversity: human footprint score and large vertebrate species responses in French Guiana. *Biodiversity and Conservation* 19:1567-1584.
- DEICHMANN, J. L., LIMA, A. P. & WILLIAMSON, G. B. 2011. Effects of geomorphology and primary productivity on Amazonian leaf litter herpetofauna. *Biotropica* 43:149-156.
- DENIS, T. 2012. *Caractérisation et sélection de l'habitat chez le Hocco alector (Crax alector) en Guyane française*. MSc thesis, AgroParisTech, Montpellier.
- DOLÉDEC, S. & CHESSEL, D. 1989. Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique. II Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Oecologica* 10:207-232.
- DRAY, S. & DUFOUR, A.-B. 2007. The ade4 Package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22.
- DRAY, S., PÉLISSIER, R., COUTERON, P., FORTIN, M.-J., LEGENDRE, P., PERES-NETO, P. R., BELLIER, E., BIVAND, R., BLANCHET, F. G., DE CACERES, M., DUFOUR, A.-B., HEEGAARD, E., JOMBART, T., MUNOZ, F., OKSANEN, J., THIOULOUSE, J. & WAGNER, H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecological Monographs* 82:257-275.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species assemblages and indicator species : the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366.
- EMMONS, L. H. 1984. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica* 16:210-222.
- FAYAD, I., BAGHDADIA, N., GOND, V., BAILLY, J. S., BARBIER, N., EL HAJJ, M. & FABRE, F. 2014. Coupling potential of ICESat/GLAS and SRTM for the discrimination of forest landscape types in French Guiana. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 33:21-31.
- FIGUEIREDO, F. O. G., COSTA, F. R. C., NELSON, B. W. & PIMENTEL, T. P. 2014. Validating forest types based on geological and land-form features in central Amazonia. *Journal of Vegetation Science* 25:198-212.
- FREESE, C., HELTNE, P. G., CASTRO, N. & WHITESIDES, G. 1982. Patterns and determinants of monkey densities in Peru and Bolivia, with notes on distributions. *International Journal of Primatology* 3:53-90.
- GAILLARD, J. M., HEBBLEWHITE, M., LOISON, A., FULLER, M., POWELL, P., BASILE, M. & VAN MOORTER, B. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:2255-2265.
- GOND, V., FREYCON, V., MOLINO, J.-F., BRUNAUX, O., INGRASSIA, F., JOUBERT, P., PEKEL, J.-F., PRÉVOST, M. F., THIERRON, V., TROMBE, P. J. & SABATIER, D. 2011. Broad scale pattern of forest landscape types in Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13:357-367.
- GRASSBERGER, P. 1988. Finite sample corrections to entropy and dimension estimates. *Physics Letters A* 128:369-373.
- GUITET, S., CORNU, J. F., BRUNAUX, O., BETBEDER, J., CAROZZA, J. M. & RICHARD-HANSEN, C. 2013. Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9:325-335.
- GUITET, S., PELISSIER, R., BRUNAUX, O., JAOUEN, G. & SABATIER, D. 2015. Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation*. DOI 10.1007/s10531-014-0854-8
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2005a. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology* 21:133-145.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2005b. Primate assemblage structure in amazonian flooded and unflooded forests. *American Journal of Primatology* 67:243-258.
- HAUGAASEN, T. & PERES, C. A. 2008. Population abundance and biomass of large-bodied birds in Amazonian flooded and unflooded forests. *Bird Conservation International* 18:87-101.
- HAWES, J. E., PERES, C. A., RILEY, L. B. & HESS, L. 2012. Landscape-scale variation in structure and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecology and Management* 281:163-176.
- HEYMANN, E. W., ENCARNACION, F. & CANAQUIN, J. 2002. Primates of the Rio Curaray, Northern Peruvian Amazon. *International Journal of Primatology* 23:191-201.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427-432.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- JOST, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363-375.
- JOST, L. 2008. G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17:4015-4026.
- JULLIOT, C. & SABATIER, D. 1993. Diet of red howler monkey (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *International Journal of Primatology* 14:527-549.
- KINDT, R., VAN DAMME, P. & SIMONS, A. J. 2006. Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterise richness and evenness. *Biodiversity and Conservation* 15:1253-1270.
- LEHMAN, S. M. 2004. Biogeography of the primates of Guyana: effects of habitat use and diet on geographic distribution. *International Journal of Primatology* 25:1225-1242.
- MARCON, E. & HÉRAULT, B. 2015. Entropart, an R package to partition diversity. *Journal of Statistical Software*, in press.
- MARCON, E., HÉRAULT, B., BARALOTO, C. & LANG, G. 2012. The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity. *Oikos* 121:516-522.

- MARCON, E., SCOTTI, I., HÉRAULT, B., ROSSI, V. & LANG, G. 2014. Generalization of the partitioning of Shannon diversity. *PLoS ONE* 9. e90289.
- MELO, F. P. L., ARROYO-RODRIGUEZ, V., FAHRIG, L., MARTINEZ-RAMOS, M. & TABARELLI, M. 2013. On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution* 28:462-468.
- MOCKRIN, M. H., ROCKWELL, R. F., REDFORD, K. H. & KEULER, N. S. 2011. Effects of landscape features on the distribution and sustainability of ungulate hunting in northern Congo. *Conservation Biology* 25:514-525.
- PAGET, D. 1999. *Etude de la diversité spatiale des écosystèmes forestiers Guyanais*. Ph. D. thesis, Ecole Nationale du Génie Rural des Eaux et Forêts. 188 pp.
- PALACIOS, E. & PERES, C. A. 2005. Primate population densities in three nutrient-poor amazonian Terra Firme forests of south-eastern Colombia. *Folia primatologica* 76:135-145.
- PALMINTERI, S., POWELL, G. & PERES, C. A. 2011. Regional-scale heterogeneity in primate community structure at multiple undisturbed forest sites across south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology* 27:181-194.
- PATIL, G. P. & TAILLIE, C. 1982. Diversity as a concept and its measurement. *Journal of the American Statistical Association* 77:548-561.
- PATTERSON, B. D., CEBALLOS, G., SECHREST, W., TOGNETTI, M. F., BROOKS, T., LUNA, L., ORTEGA, P., SALAZAR, I. & YOUNG, B. E. 2005. *Digital distribution maps of the mammals of the western hemisphere, version 2.0*. NatureServe. Arlington
- PÉLISSIER, R., COUTERON, P., DRAY, S. & SABATIER, D. 2003. Consistency between ordination techniques and diversity measurements : two strategies for species occurrence data. *Ecology* 84:242-251.
- PERES, C. A. 1997. Primate community structure at twenty western Amazonian flooded and unflooded forest. *Journal of Tropical Ecology* 13:381-405.
- PRIEGO-SANTANDER, A. G., CAMPOS, M., BOCCO, G. & RAMÍREZ-SÁNCHEZ, L. G. 2013. Relationship between landscape heterogeneity and plant species richness on the Mexican Pacific coast. *Applied Geography* 40:171-178.
- RICHARD-HANSEN, C. 2006. Biodiversité et paysages en forêt guyanaise. Développement d'une méthodologie de caractérisation et de spatialisation des habitats à l'usage des gestionnaires des milieux naturels forestiers. Pp. 153-154 in Nivet, C., McKey, D. & Legris, C. (eds.) *Ecosystèmes tropicaux. 2ème colloque de restitution du programme de recherche*. Ministère de l'écologie et du développement durable, Paris.
- SABATIER, D., GRIMALDI, M., PREVOST, M. F., GUILLAUME, J., GODRON, M., DOSSO, M. & CURMI, P. 1997. The influence of soil cover organization on the floristic and structural heterogeneity of a Guianan rain forest. *Plant Ecology* 131:81-108.
- SCHWARZKOPF, L. & RYLANDS, A. B. 1989. Primate species richness in relation to habitat structure in Amazonian rainforest fragments. *Biological Conservation* 48:1-12.
- SHANNON, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal* 27:379-423.
- SIMMEN, B., JULLIOT, C., BAYART, F. & PAGÈS-FEUILLE, E. 2001. Diet and population densities of the primate community in relation to fruit supplies. Pp. 89-101 in Bongers, F., Charles-Dominique, P., Forget, P.-M. & Théry, M. (eds.). *Nouragues. Dynamics and plant-animal interactions in a neotropical rainforest*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- SIMPSON, J. 1949. Measurements of diversity. *Nature* 163:688.
- SOMBROEK, W. 2000. Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica* 30:81-100.
- SOMBROEK, W. 2001. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall - consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio* 30:388-396.
- SUSSMAN, R. W. & PHILLIPS-CONROY, J. E. 1995. A survey of the distribution and density of the primates of Guyana. *International Journal of Primatology* 16:761-791.
- TSALLIS, C. 1988. Possible generalization of Boltzmann-Gibbs statistics. *Journal of Statistical Physics* 52:479-487.

Annexes

Annexe H : Chapitre IV-2

Guitet S, Hérault B, Molto Q, Brunaux O, Couteron P (soumis en 2015). Spatial structure of above-ground biomass at the landscape scale limits the accuracy of carbon mapping in rainforests. *Plos ONE* – en révision

Spatial structure of above-ground biomass at the landscape scale limits the accuracy of carbon mapping in rainforests

Stéphane Guitet ^{1,2,5*}, Bruno Hérault ³, Quentin Molto ⁴, Olivier Brunaux ¹, Pierre Couteron ⁵

¹ ONF, R&D department, Cayenne, French Guiana

² INRA, UMR Amap, Montpellier, France

³ CIRAD, UMR EcoFoG, Kourou, French Guiana

⁴ CIRAD, UR BSEF, Montpellier, France

⁵ IRD, UMR Amap, Montpellier, France

* Corresponding author

E-mail: stephane.guitet@cirad.fr

Abstract

Precise mapping of above-ground biomass (AGB) is a major challenge for the success of REDD+ processes in tropical rainforest. The usual mapping methods are based on two hypotheses: a large spatial autocorrelation and a strong environment influence at the regional scale. However, there are no studies of the spatial structure of AGB at the landscapes scale to support these assumptions.

We studied spatial variation in AGB at various scales using two large forest inventories conducted in French Guiana. The dataset comprised 2507 plots (0.4 to 0.5 ha) of undisturbed rainforest distributed over the whole region. After checking the precision of estimates obtained from these data, we used a calibration dataset to develop explicit predictive models including spatial and environmental effects and tested the accuracy of the resulting maps according to their resolution using a large validation dataset.

Forest inventories provided accurate AGB estimates with an uncertainty of 6t.ha^{-1} , at the plot scale, for a mean of 325t.ha^{-1} . They revealed high local variability combined with a weak autocorrelation at a distance of less than 10 km. Environmental variables accounted for a minor part of spatial variation. Adding a spatial component to the deterministic models by kriging reduced uncertainties but was not sufficient to ensure accuracy at a fine resolution. Coarse graining up to 2-km resolution was necessary to achieve accuracy lower than 50t.ha^{-1} .

We assume that the intrinsic spatial structure of biomass which limits the accuracy of maps on old-growth rainforest is mainly due to short-term and long-term dynamics. We conclude that a trade-off has to be found between spatial resolution and effective accuracy until direct “wall-to-wall” AGB measurements are available. Combining high-resolution remote sensing data and large forest inventories in an appropriate sampling scheme may be an efficient way to increase the global coverage of AGB maps with acceptable accuracy.

Introduction

Estimating carbon flux due to afforestation, deforestation, and forest degradation requires quantifying above-ground biomass (AGB), especially over extensive areas of old-growth tropical forests which have high but varied carbon stocks and are threatened by a rapidly changing land-use dynamics in many countries [1]. Precise mapping of AGB in tropical rainforest is a thus major challenge for the success of REDD+ processes [2]. The objectives set by international organizations are very ambitious but they are faced the inability of many tropical countries to produce accurate maps of AGB [3]. In fact, in most countries where land-use changes and forestry are major contributors to greenhouse emissions, biomass pools are poorly reported (i.e. use the *tier 1* default value proposed by IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change), whereas precise estimates based on specific spatial data are required (i.e. IPCC tier 2 and tier 3 methods [2]).

Many mapping methods based on forest inventories and/or remote-sensing products have been developed in recent decades [4]. The main techniques, whose applications are not mutually exclusive and are sometimes combined, are based on: (i) spatial interpolation between forest plots, generally by

inverse-distance weighting [5-7]; (ii) deterministic models using stratification (vegetation maps) or previously mapped predictive ecological variables which are assumed to influence forest structure and composition [8]; (iii) remote-sensing approaches, which make it possible to define more homogeneous forest types and/or more efficiently describe the spatial variation of ecological variables [9,10]. These methods imply heavy hypotheses in terms of biomass distribution, which need to be corroborated *a posteriori*. Spatial interpolation implies that biomass is strongly auto-correlated, and deterministic modelling implies that biomass is influenced to varying degrees by the environment. Remote-sensing approaches often rely on a different base, and aim at more or less direct measurement. The most recent methodological improvements involve remote-sensing data at very high spatial resolution (VHRS), especially LiDAR, which are able to provide direct descriptors of forest structure including tree height, crown size, and tree density, i.e. the main parameters needed to predict biomass [11,12]. Stand level models analogous to forestry allometries are then calibrated to directly convert the physical signals into biomass or carbon estimates [13,14]. However, the coverage of these VHRS images is usually limited by small swaths and their high cost per hectare covered. Consequently, they are frequently combined with medium to coarse resolution data which make it possible to upscale local estimates (based on field data, VHR remote sensing or both) over broader areas [15,16] through the same *a priori* hypotheses (i.e. autocorrelation and dependence on the environment). Several products have already been developed at continental scales using these latter methods. They have been described as a robust basis for national carbon inventories or regional REDD+ projects [15,16].

In spite of this progress, the reliability of most of these mapping products has been shown to be questionable. The precision reported for recent maps varied dramatically between 25 and 65 tC.ha⁻¹ (i.e. 50 to 130 t.ha⁻¹ for AGB) depending on the resolution of the output map, the extent of the area, and the type of vegetation cover (see Table 1), but comparisons with independent validation data often revealed larger bias than the originally reported accuracy [7]. Several problems that limit the reliability of the maps have already been identified: (i) saturation phenomena with certain RS captors at more than 150 t. ha⁻¹ [17] (ii) spatial mismatches between field data (located with GPS) and geo-referenced RS images [18]; (iii) problem of representativeness of the calibration data due to small plots, usually <

0.25 ha [19,20]; (iv) « dilution bias » when up-scaling from plot areas to VHRS image footprints, due to local heterogeneity and rugged relief [21]; (v) huge uncertainties at the landscape scale linked to poor interpolation of scarce field data [22]. Most of these pitfalls and biases are linked to the autocorrelation hypothesis and to the lack of representativeness of field data, which are generally undersized, mismatched, and above all too scarce and scattered, given the high variability of forest structure at both local and landscape scales [22]. The spatial structure of biomass at varying nested scales is key information when designing efficient sampling to ensure the robustness of calibration. This issue has been widely studied locally [21,23], but studies at the landscapes scale are lacking [22] because they require the collection of numerous data, which is costly.

Following the development of forestry in tropical countries, more and more forest management inventories are being produced by public and private operators and cover large areas, especially when results from concession-scale operations are lumped together (e.g. [24-26]). However, the measurements are often not sufficiently precise (local vernacular names are used instead of botanical names, diameter at breast height is recorded by class, and there is no measurement of total height). Consequently the uncertainty due to inaccuracy needs to be more precisely assessed but the high repetition rate of the data could compensate for the lack of precision and provide information on the spatial structure of the biomass at landscape scale, as well as solve the problem of representativeness.

For the present study, we used two large forest inventories conducted in French Guiana during the periods 1974-1976 and 2006-2012 in 2,507 plots that sampled 1,120 ha over the 8 M ha undisturbed rainforest. Our aims were to (i) assess the precision of biomass estimates obtained from this kind of forest inventory data; (ii) test the structure of the spatial variation of biomass at various scales in order to assess accuracy as a function of resolution; (iii) produce maps at different resolutions using different predictive models and compare their accuracy with other products, for practical use in REDD+ programmes.

Table 1: Overview of recent articles focused on “mapping biomass in tropical forest”.

Locality	Cover	Main vegetation types	Resolution	Data used for AGB measurement		Predictive variables used for modelling			Allometry	Predicted range	RMSE (t MS/ha)	Reference
				Field plot (ha)	Very High Remote Sensing	Remote sensing data	GIS layers	space				
Rondonia (Brazil)	2.4 M ha	old forest	1 km	330x1	no	SRTM	Habitats, soils	no	f(DBH)	100 - 600	49	[8]
Africa	20 M ha	various	1 km	various	no	MODIS	no	yes	f(DBH)		35	
Costa Rica	800 ha	various	30 m	83x0.09	LiDAR	no	no	no	f(DBH)	0 - 350	50.5	[27]
Panama	50 ha	old forest	30 m	128x0.36 + (29x0.01)	LiDAR	no	no	yes	f(DBH)	0 - 500	38	[28]
	1,256 ha	various				no	no	no	f(DBH,H,WD)	0 - 400	34	[12]
Cameroon	1.5 M ha	various	100 m	8x1 + 10x0.4	PALSAR+JERS	no	no	no	f(DBH,H,WD)	100 - 400	38	
Amazonia	423 M ha									0 - 400	49	[29]
Amazonia	423 M ha	old forest	1 km	493x(≤1ha)	GLASS	MODIS	no	no	varied	50 - 350	77	[16] in [7]
Guiana shield	32 M ha										123	
Amazonia	423 M ha	old forest	500 m	283x0.36	GLASS	MODIS, SRTM, QSCAT	no	no	f(DBH,H,WD)	50 - 350	83	[15] in [7]
Guiana shield	32 M ha										117	
Colombia	16.5 M ha	old forest	100 m	11x0.28	LiDAR	LANDSAT, SRTM	no	no	f(DBH,H,WD)	0 - 280	56	[30]
Ghats (India)	3 k ha	old forest	30 m	15x1	no	Google Earth	no	no	f(DBH)	50 - 650	82	
			125 m			Ikonos	no	no			80	[31]
E. Kalimantan (Indonesia)	83 k ha	old forest	125 m								77	

Only articles which provided precise information simultaneously on root mean square error (RMSE), resolution, and extent are included - “various vegetation types” means the study included explicit samples in savannahs, young plantations or opened/highly degraded forest in addition to forests - “old forest” means studies focused mainly on old-growth forest (and did not include samples of other vegetation types for calibration and validation).

Materials and Methods

Field measurements

We used two different forest inventories produced by French public organizations (**Fig. 1**). The first inventory was done by CTFT (*Centre Technique Forestier Tropical*) between 1974 and 1976 on 14 blocks covering a total of 547,000 ha in the northern part of the French Guiana [36]. It was based on 0.5-ha plots (250 m x 20 m) implanted on systematic grids with different intervals with a sampling rate that varied between 0.2 and 0.8%. Trees with DBH above 10, 15 or 40 cm were counted and identified using vernacular names (i.e. local common names consistently used by tree spotters). DBH was recorded by 10 cm class (i.e. [10; 20 cm [, [20; 30 cm [and so on). Data from 10 blocks were scanned between 2006 and 2010 and positioned on GIS using original maps and precise field descriptions recorded in field notebooks (rivers, slope, exposure, and distances). By comparing theoretical positions (on old maps) with actual positions on GIS (deduced from field notes), we estimated the spatial accuracy of 71% of the plots to be less than 50 m, between 50 to 100 m for 20% of the plots, and more than 100 m for 9%. Plot areas were corrected using the slopes and lengths noted in the field. Finally we omitted plots with pre-census DBH equal to 40 cm or belonging to several forest types (i.e. mixing *terra firme* and *seasonally flooded* forest) and kept only trees with $DBH \geq 20$ cm. We also eliminated all plots located in areas affected by forest harvesting or gold mining between 1974 and 2007, using GIS information provided by forest managers (Fig.1). The final dataset corresponded to 126,880 trees in 1,172 plots 0.5 ha in size.

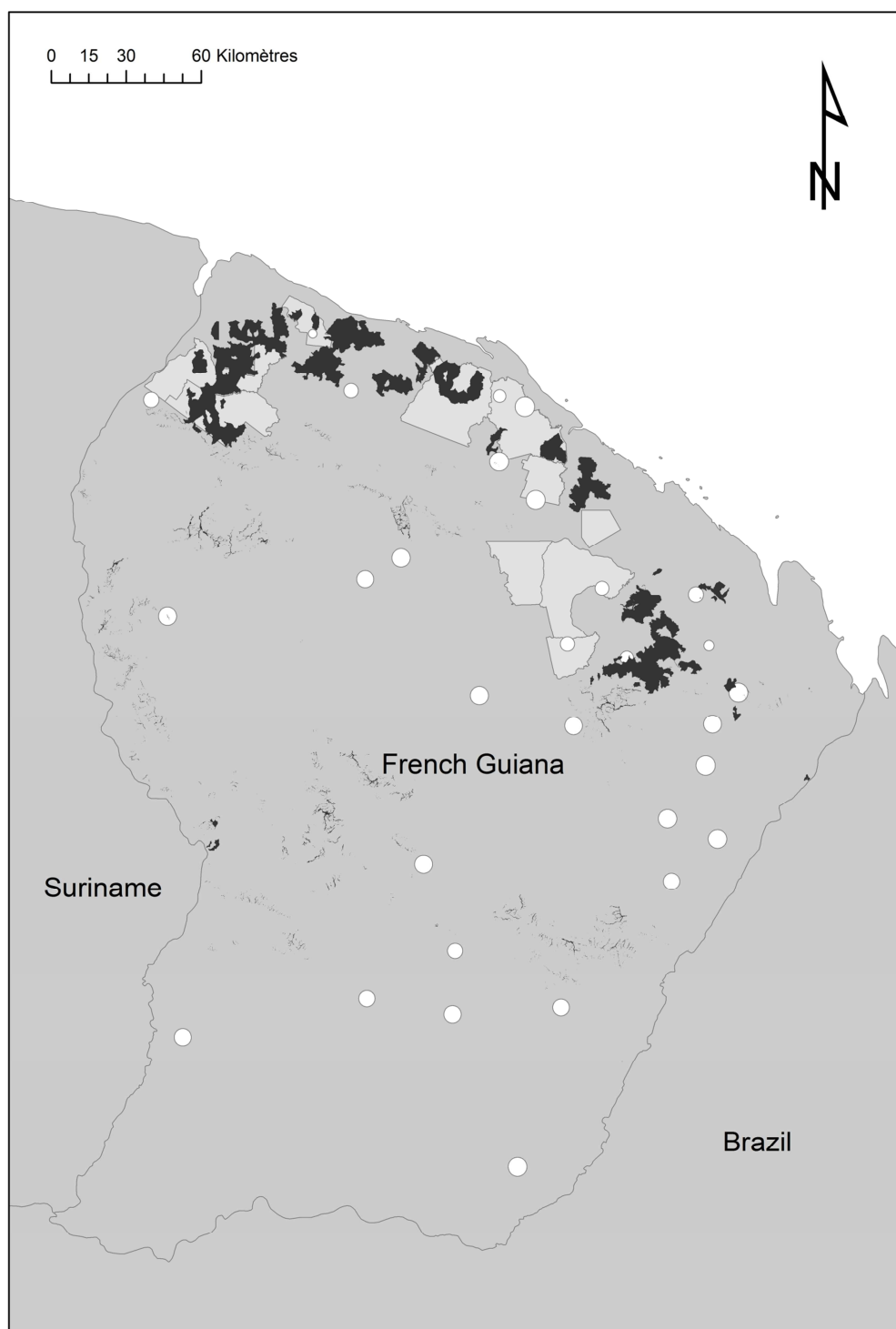


Figure 1. Spatial distribution of inventory blocks from CTFT (1974-1976) and ONF (2006-2013).
Inventory blocks from CTFT (1974-1976) in pale grey polygons. Complementary inventory campaigns from ONF (2006-2013) in white circles (size represent the effective area covered by the transects). Areas disturbed by harvesting or mining between 1974 and 2007 are in black and were removed from the dataset.

Between 2006 and 2013, we did a second inventory on behalf of ONF (*“Office National des Forêts”*: the French national forest agency) to complete regional coverage and better sample environmental variability [37]. Thirty three sites were selected mostly in the south and east of French Guiana to cover the geological and climatic conditions poorly sampled by the former CTFT inventories. Two to four 2.5 to 3-km long transects were established at each site according to the different orientations to optimally sample the local environmental variability. A total of 111 transects were established. Each 20-m wide transect was divided into 100 m segments (i.e. 0.2-ha plots) giving a total of 3,132 basic sampling units. All the plots were geo-referenced using a GPS receiver and delineated in the field using a laser. We also measured slopes and lengths to correct areas. DBH were denoted by 5 cm class above 20 cm (i.e. [17.5; 22.5cm [, [22.5; 27.5cm [, and so on). Inventoried trees were identified using vernacular names. In order to homogenize plot size for the two inventories, neighbouring plots with the same environment (geology, geomorphology, vegetation) and of the same forest type (i.e. entirely terra firme or seasonally flooded forest) were lumped two-by-two, giving a total of 1,335 0.4-ha plots and a total of 83,075 trees. All samples made in the National Park protected areas had been approved by the Scientific Committee of the Park and by the Administration council that include local communities representation.

As a result, the two datasets covered 1,120 ha, inventoried on 2,507 plots equal to an overall sampling rate of 0.014 % of the total area of French Guiana, with local sampling rates which varied between 0.2 and 1%. These inventories did not include palms and small trees. However, in previous studies, trees with $10\text{ cm} \leq \text{DBH} < 20\text{ cm}$ proved to represent minor and reasonably stable proportions of total AGB from 10 to 14% (e.g. [38,39]).

Environmental data

For all plots, we computed UTM positions from GIS (WSG84 UTM22N) and extracted all environmental variables assumed to influence forest growth that were freely accessible on available maps (Table 2). For continuous variables, we computed the mean values over the plot area, while for

categorical variables, we selected the majority class, taking into account the fact that the most heterogeneous plots had already been removed from the selection. We used a simplified geological map [40] for the substrate; SRTM from NASA [41] to produce topographical indices including altitude (ALT), slope (SLO), area of the hydraulic basin in log-scale (LOG) and height above the nearest drainage (i.e. HAND [42]); recent geomorphological maps generated from SRTM [43] to describe landforms and landscapes; a broad-scale vegetation map based on SPOT-VEGETATION remote sensing images [44]; dry season length (DRY) and annual rainfall (RAIN) from TRMM data resampled at 90 m with a bi-cubic method for climatic descriptors [45].

Table 2: Environmental variables tested to predict aboveground biomass

Theme	Description of variables for selected plots	Source	Resolution
Topography	SLO pe : 0 – 142%	[41]	Raster <100 m
	ALT itude : 1 – 819 m		
Hydrography	LOG arithm of basin area : 0 – 6.79		
	H eight Above Nearest D rainage : 0 – 214 m		
Climate	Annual RAIN fall : 2197 – 3211 mm/y	[45]	Raster <100 m
	DRY season length : 1 – 3 months		
Vegetation	5 VEGET ation classes - V18: Low dense forest [13%] ; V19: High forest with regular canopy [65%] ; 20: High forest with disrupted canopy [6%] ; 21: Mixed high and open forest [16%] ; 22: Open/palm forest [<1%]	[44]	Raster 1 km ²
Geomorphology	10 LAND Forms categories – 1: large flat relief [23%]; 3: small flat relief [1%] ; 4: small rounded hill [12%] ; 5: small flattened hill [2%] ; 6: low half-orange [2%] ; 7: large high hill [10%] ; 8: mountain [8%] ; 9: typical half-orange [14%] ; 11: wetland [1%] ; 12: hillock in lowland[9%] ; 13: hillock in highland [3%] ; 14: large flat relief [2%] ; 15: large rounded hill [13%]	[43]	Vector <10 km ²
	10 LAND Scapes categories – A: plains [13%], B: irregular multiconvex [13%] ; C: valleys [18%]; D: multiconcave [4%]; E: regular plateau [9%]; F: irregular plateau [2%]; G: dissected plateau [7%]; H: mountainous [16%]; I: moderate multiconvex [4%]; J: irregular multiconvex [14%]		Vector >10 km ²

Geology	8 GEO Logical substrates - G1: Recent sediments [9%]; G2: Dikes [2%]; G3: Various granites [23%]; G4: granodiorites gneiss [21%]; G5: Gabbros [10%]; G6: sandstone [2%]; G7: Volcanic sedimentary rock [25%]; G8 : Pelites [8%]	[46]	Vector >10 km ²
---------	--	------	----------------------------

Biomass estimates

We computed above-ground tree biomass (AGB_{tree}) using the generic pan-tropical allometry (equation 1) from Chave et al. [47]. For each tree in a given DBH class, we simulated DBH values ($D_{DBHclass}$) using exponential distribution and excluded trees with DBH <20 cm from ONF inventories. Next we sampled height value ($H_{DBHclass/plot}$) using a local allometry based on an asymptotic model [48] and calibrated with the plot's stand structure [48] (see also supplementary information S1). For each plot, we also used simulations to allocate trees to a precise botanical species using a Monte-Carlo process based on empirical relationships between vernacular names and botanical species, which also accounts for the expected precision of each vernacular name [49]. We then used the Global wood density database [50] to compute simulations of mean wood gravity at the plot scale (WSG_{plot}). Next, for each plot area of S_{plot} ha, we computed the above-ground biomass per hectare (AGB_{plot}) using the determinist model from equation 2.

$$AGB_{tree} = 0.0673 \times (WSG \times DBH^2 \times H)^{0.973} \quad (\text{Equation 1})$$

$$AGB_{plot} = \frac{\sum_{DBHclass} \sum_{trees} 0.0673 \times (WSG_{plot} \times D_{DBHclass}^2 \times H_{DBHclass/plot})^{0.973}}{S_{plot}} \quad (\text{Equation 2})$$

S1 Supporting information: Local models used for H:D allometries.

Statistical analyses

Testing bias and uncertainties due to measurements

AGB estimations were repeated 1,000 times for each plot, including the simulation of species composition, in order to compute mean AGB and assess the incertitude due to the measurement inaccuracy. We evaluate this incertitude by the coefficient of variation (CV) over the 1,000 simulations, calculated with equation 3.

$$CV_{plot} = 100 \times \frac{\sigma(AGB_{plot})}{\mu(AGB_{plot})} \quad (\text{Equation 3})$$

To detect a possible bias between the two inventories due to the field measurement methods (i.e. differences in the DBH class range, accuracy of the vernacular nomenclature, and variation in the size of plots) we compared AGB and CV distributions between the two inventories using a Kolmogorov-Smirnov test. We did not take the uncertainty of biomass estimates at the tree scale intrinsic to equation 1 into account, because we consider that this uncertainty was probably cancelled out at the plot scale [51].

Testing spatial dependences and uncertainties due to local variability

To detect spatial dependences in biomass distribution, we performed a variogram (semi-variance) analysis (package geoR – [52]). Mean semi-variance was computed for 10 distance classes (i.e. limits at 500 m, 1 km, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 120, and 240 km) and compared with the null hypothesis of an absence of spatial structure simulated by 1,000 randomizations of AGB values between plots. At any distance class L (between L_1 km and L_2 km), having the observed semi-variance under the random confidence interval indicated significant auto-correlation, whereas semi-variance above this confidence interval indicated significant over-dispersion.

We also assessed the implication of the spatial structure for the computation of the theoretical confidence interval of the local mean. We first generated systematic grids with different cell-sizes (resolution $R = 0.5 \text{ km} - 1 \text{ km} - 2 \text{ km} - 4 \text{ km} - 8 \text{ km}$) and selected all cells including at least three plots. We then computed the relative confidence interval of the local mean ($\%IC_{95}$) for all cells with N plots ($N \geq 3$) using equations 4 and 3, and we modelled the relationship between $\%IC_{95}$, N and R using log-log regressions.

$$\%IC_{95} = t_{N,95} \times \frac{CV}{\sqrt{N}} \quad (\text{Equation 4})$$

Predicting biomass with GLM

We tested general linear models (GLM) of every possible first-order combination of environmental variables (package R glmulti - [53]) in order to (i) test to what extent environmental effects can

explain biomass spatial variation; (ii) interpret the main significant effects; (iii) produce the most efficient predictive map. We used the Akaike Information Criterion (AIC) to select the best and most parsimonious model and verified *a priori* hypotheses: normality of the residues (Kolmogorov-Smirnov test), heteroscedasticity (Breusch-Pagan test) and independence of the residues (variogram).

As pure environmental GLM failed to confirm the last hypothesis (i.e. spatial correlation was detected in the residues), we added a spatial component $k(s)$ to the deterministic terms of the model (i.e. estimated mean μ and environmental effects γ_e for each of the variables x_e). We modelled $k(s)$ by ordinary kriging as proposed by [8]. We postulated an exponential form for the covariance model and fitted the terms of the model (τ = nugget, σ^2 = sill, ϕ = range) to the observed variogram of residues using ordinary weighted least squares (package R *geoR* – [52]).

As a result, our final model to predict AGB at the location s , noted $y(s)$, is a kriging-regression model (KR) which took the following form:

$$y(s) = \mu + \sum_{e=1}^E \gamma_e \times x_e(s) + k(s) \quad (\text{Equation 5})$$

With the covariance model of k following the exponential form:

$$\gamma(d) = \tau + (\sigma^2 - \tau) \times \left(1 - \exp\left(-\frac{d}{\phi}\right)\right) \quad (\text{Equation 6})$$

We performed this calibration process with 50% of our dataset, systematically leaving out one plot out of two to guarantee an extremely conservative validation step, and we computed the root mean square error of prediction (RMSEP) on the other 50%.

Mapping and comparing our model with other models at different scales

We first applied the model at the finest possible resolution (30 m) by rasterizing all the GIS layers which provided predictive variables. We then aggregated the estimated values at different coarser resolutions using local averaging (package *raster* [54]). We also aligned two recent reference maps [15,16] at the same resolution, using the same aggregation and disaggregation processes.

In order to compare the overall accuracy of the different models, we overlaid the different maps with the validation dataset. We selected cells featuring more than three validation plots and computed the RMSEP using the mean field values as reference. We also computed the RMSEP between calibration data and validation data on the same cells to suggest the actual accuracy that we could attempt to obtain from our field sampling. We also examined the precision and trueness of the models using respectively the correlation coefficient (R^2) and slope of linear regression between the models and the validation dataset.

Finally, to evaluate the practical relevance of the different maps at operational scales (i.e. at the scale of a forest concession, between 10,000 and 100,000 ha, or at the scale of a local forest management project, between 1,000 and 5,000 ha), we carried out the same *ad hoc* cross-validation by computing RMSEP on the mean AGB estimated with the different maps on each CTFT inventory block and each ONF inventory site.

Results

Forest inventories provide valuable AGB estimates with no methodological bias

We observed a wide range of variation in estimated AGB at the plot scale, with values between 0 t.ha⁻¹ (corresponding to large blowdowns) and 876 t.ha⁻¹, with an average of 325 t.ha⁻¹. Interestingly, we did not detect any significant difference (K-S test, $D = 0.0299$, $p\text{-value} = 0.631$) between the distributions of AGB estimates provided by the two inventory campaigns (**Fig. 2**) despite the long-time interval between the two and the different methods used, particularly differences in plot size. However, AGB estimates at the plot scale appeared to be less accurate using the oldest inventory, as CV distribution showed a significantly higher mean and larger variance for CTFT inventories than for ONF inventories (CV=7% for ONF and 12% for CTFT, $D=0.6593$, $p<0.001$). The striking similarity of the distributions allowed us to mix the two sets of data even if CTFT inventories, using wider DBH class and less accurate vernacular nomenclature, displayed higher CV at the plot scale because of larger

measurement uncertainties. However, at plot scale, CV rarely exceeded 17% for CTFT data (10% for ONF) so in the worst case, the confidence interval of mean AGB estimates at 95% did not exceed 6t.ha⁻¹.

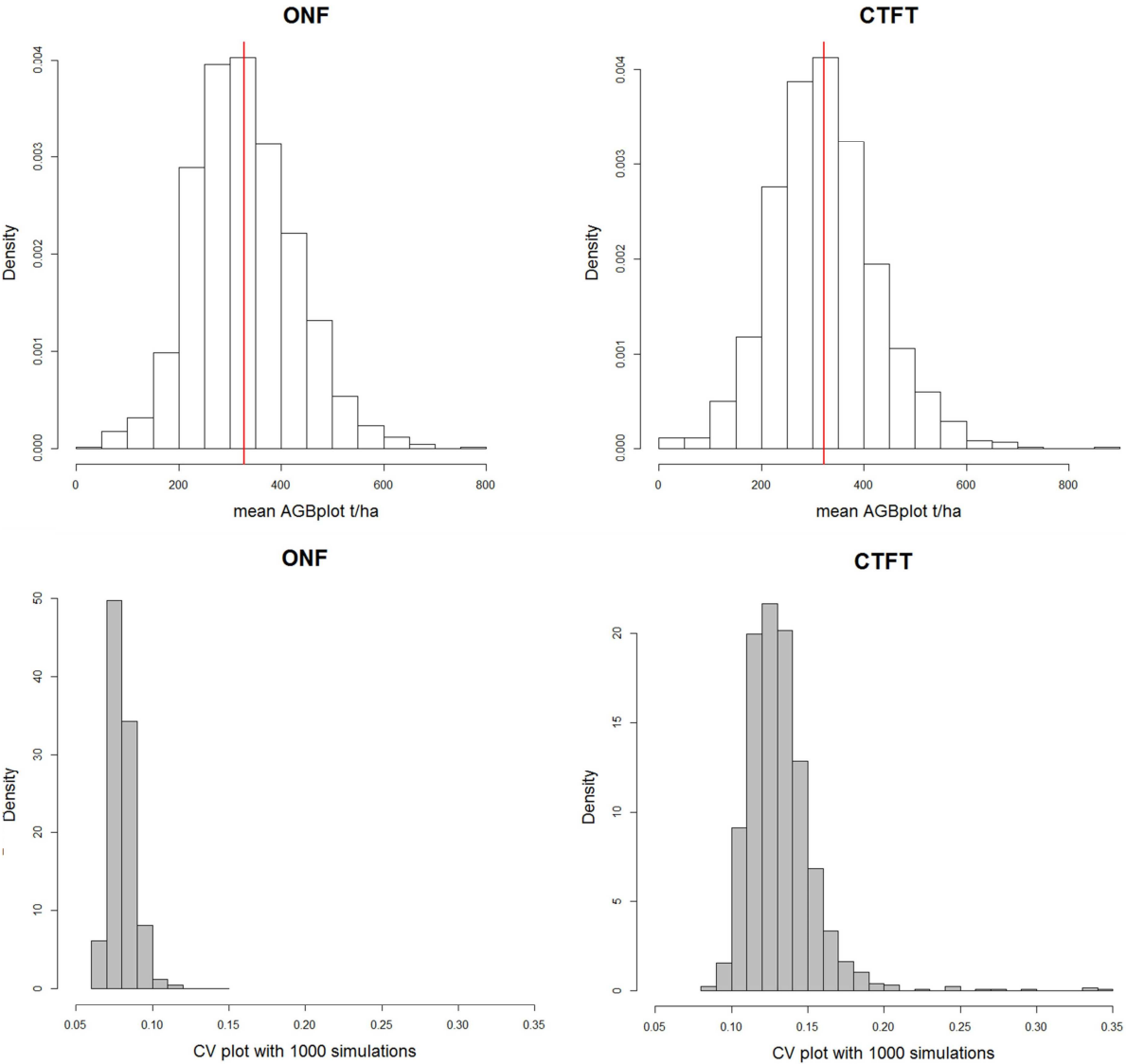


Figure 2. Distribution of AGB means and CV for all plots of both inventories.
Distribution of mean aboveground biomass (AGB) per plot (on the top) and coefficient of variation of AGB per plot (at the bottom) for the ONF inventories (left) and CTFT inventories (right)

A high local variability and a weak spatial structure led to large uncertainties in local biomass estimates

Variograms applied on the mixed datasets (**Fig. 3**) showed high and significant semi-variance at the beginning of the curve (i.e. nugget of about 6,000 equivalent to a difference of about 110 t.ha⁻¹

between neighbouring plots, located less than 500 m apart). Semi-variance increased rapidly up to 20 km and remained a fairly stable from 20 km to 200 km (i.e. sill of about 10,000 equivalent to a difference of about 140 t.ha⁻¹) approximating the overall variance. Comparison with 1,000 randomizations indicated a significant autocorrelation for distances of less than 5 km and no other significant effect for larger distances.

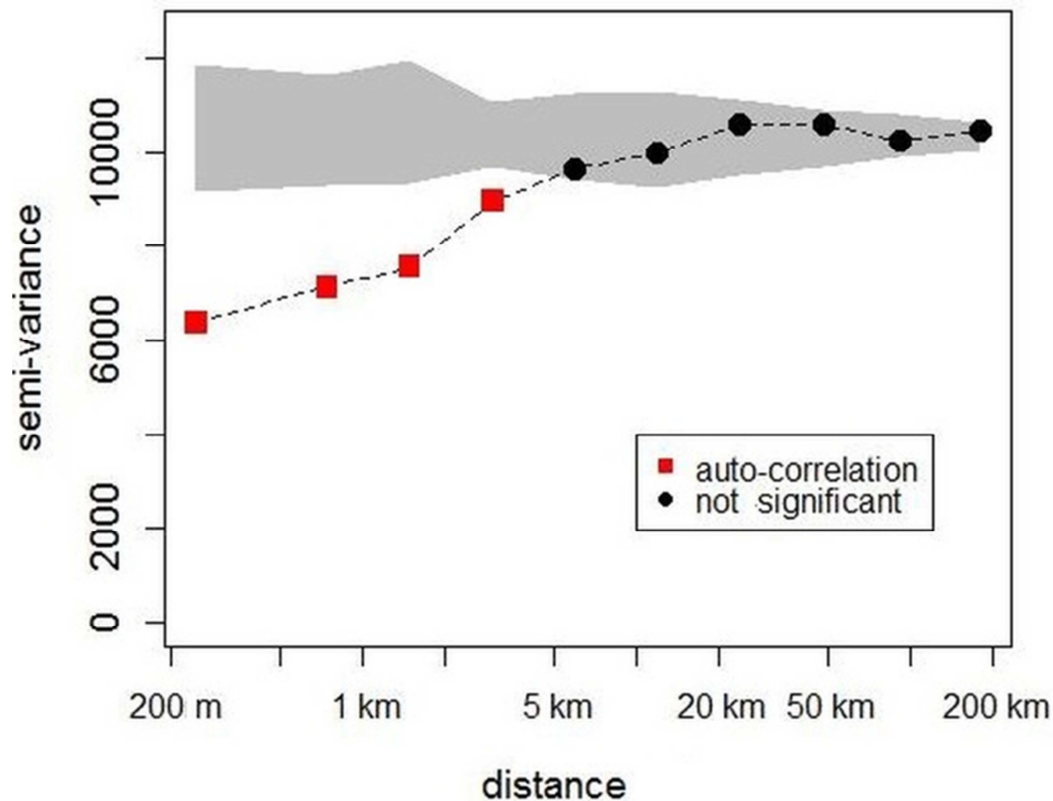


Figure 3: Variogram of biomass estimates from 500 m to 200 km according to distance classes. The grey shape shows the confidence interval expected for each distance class under the null hypothesis (1,000 randomizations). The red squares indicate significant auto-correlation and the black circles imply no significant structure..

We computed CV of mean AGB estimates on grids with cell sizes between 500 m and 8 km. We only considered cells containing three or more plots. This yielded 142 to 316 cell values per grid. The maximum number of plots per cell was 67 on the 8-km resolution grid, and respectively 42, 22, 10 and 5 plots for other resolutions on 4 km, 2 km, 1 km and 0.5 km-cells. In accordance with the previous variogram, CV had a quite high mean value (about 21%) on the 0.5 km resolution grid. It increased very slowly, up to 27%, when we increased the size of the grid cells from 1 km to 8 km (**Fig. 4**). We then computed %IC₉₅ (relative width of the confidence interval of predicted AGB) for all selected cells

at all resolutions and used these data to build a model to predict %IC₉₅ values at cell scale from the number of field plots (N) and grid resolution (R), neglecting the low spatial dependence. After checking that the interaction term was not significant, we obtained a log-log model ($r^2=0.28$, DF=1151, $p<0.001$, AIC=-1431):

$$\log(\%IC_{95}) = -0.8155 - 0.54151 \times \log(N) + 0.08024 \times \log(R) \quad (\text{Equation 7})$$

We observed that %IC₉₅ decreased mainly with an increase in the number of calibration points and increased slowly with resolution (**Fig. 4**). As a result, for the same sampling density, the uncertainty of local biomass estimates was halved when the cell size was doubled (e.g. %IC₉₅=24% for three plots on average in 1 km-cells and %IC₉₅=13% for 12 plots in 2 km-cells).

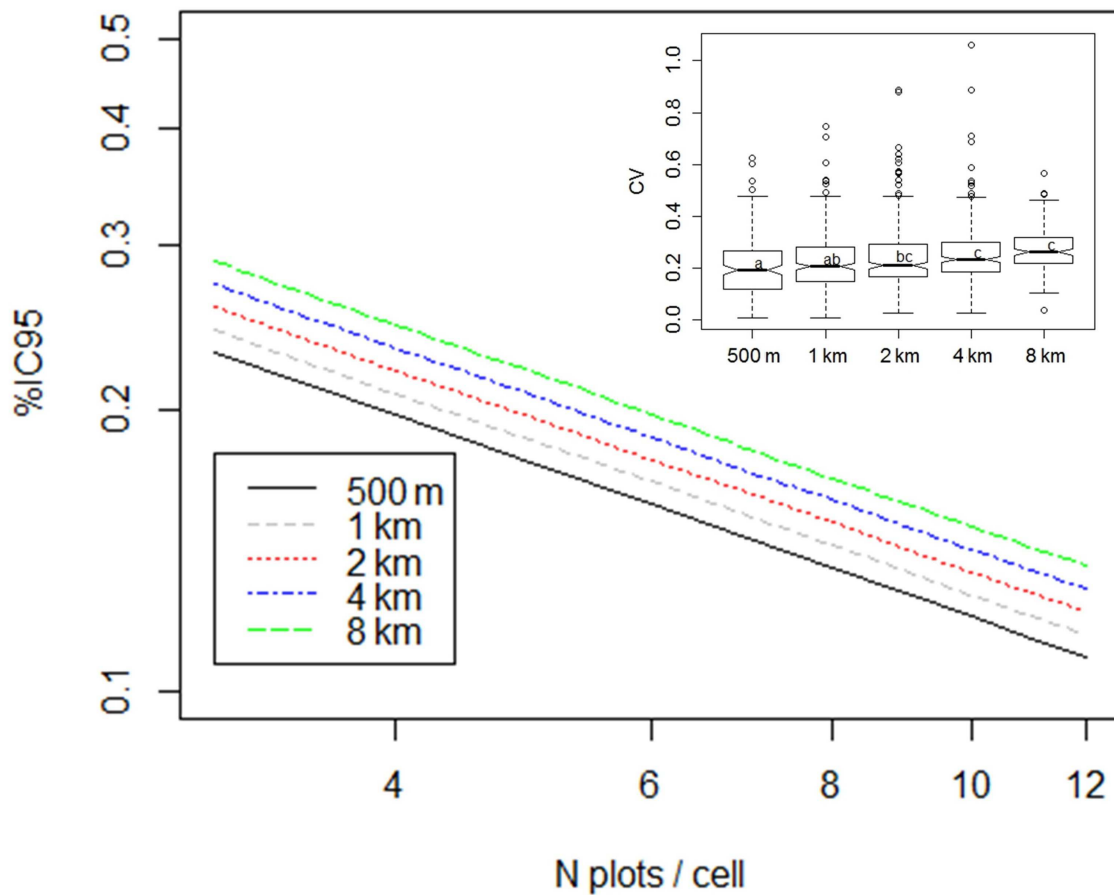


Figure 4: Estimation of coefficient of variation and confidence interval of local mean according to grid resolution.

*Inset boxplot shows CV of local biomass estimates according to grid resolution. Main part shows the fitted values confidence interval of the local mean according to the model $\log(\%IC_{95}) = -0.8155 - 0.54151 * \log(N) + 0.08024 * \log(R)$ from $N=3$ to 12 and $R = 0.5$ km to 8 km.*

The environment accounts for a significant but minor part of spatial variation in biomass

The best GLM selected to predict biomass variation with environmental variables explained a small but significant proportion of variance when fitted on calibration data ($r^2=0.09$, $DF=1228$, $p<0.001$, $AIC=11\,541$ with intercept=0). Geomorphological landforms, the dry season index and annual rainfall were excluded from the model (**Fig. 5**). Geomorphological landscapes had the strongest effect on biomass ($F=6.0664$, $DF=10$, $p<0.001$) and displayed marked contrasts at large scales between (i) on the one hand, regions dominated by mountains (H), plateaus (E,F,G), or smoothed multi-convex landscapes (I) with high biomass; and (ii) on the other hand, plains (A), valleys (C), multi-concave (D) and marked multi-convex landscapes (B,J) with low biomass. Low HAND (height above the nearest drainage) and high LOG (logarithm of basin area), which mainly point to seasonally flooded forests, were also highly influential at the local scale with a significant negative effect (respectively $F=11.3495$, $p<0.001$ and $F=9.9309$, $p<0.01$). GEOL (Geology) had a significant but limited effect driven by the “dykes” category (G2), which corresponded to an extremely hard localized substrate with significantly lower biomass ($F=2.5477$, $DF=7$, $p<0.05$). Similarly, VEGET (vegetation type) had only a slight effect mainly driven by type 22 which exhibited very low biomass ($F=2.8287$, $DF=5$, $p<0.05$) and corresponded to “open forests mixed with palm forests”, mainly located in the southern part of French Guiana. Altitude and slope had the weakest effects (respectively $F=3.5036$, $p<0.1$ and $F=2.5405$, $p=0.111$). The environmental model (i.e. deterministic model) satisfied the hypotheses of normality (K-S test, $D=0.0423$, $p=0.025$) and heteroscedasticity (Breusch-Pagan test, $BP=36.1135$, $DF=25$, $p=0.0699$).

However, the variogram computed on the residuals of the model still showed significant spatial dependence for distances of less than 2 km (**Fig. 6**). We modelled this residual structure by kriging-regression (KR) using an exponential covariance function ($\tau=6500$, $\sigma=3205$, $\phi=1991$ – fixed $\kappa=0.5$).

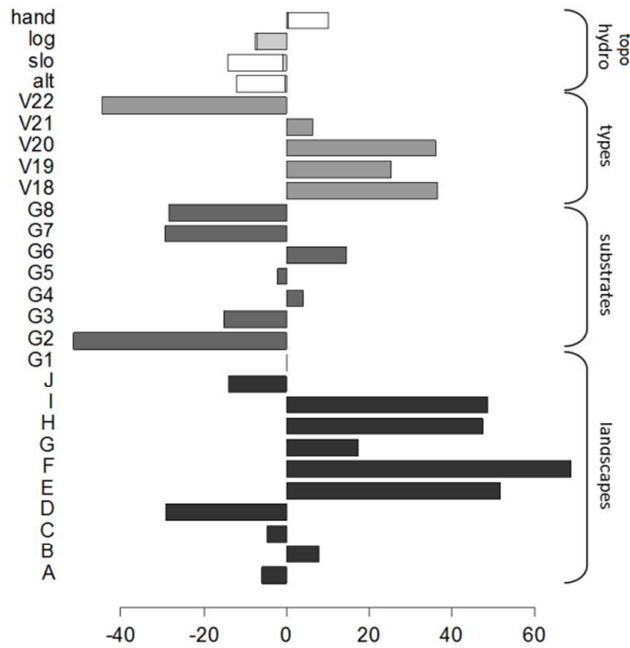


Figure 5: Coefficients of the selected GLM that predict biomass from environmental variables. Grey bars and brackets indicate groups of modalities related to the different categorical variables. For continuous topographical and hydrographical variables (*HAND*, *LOG*, *SLO*pe and *ALT*itude) the coefficient value is multiplied by the mean of the variable.

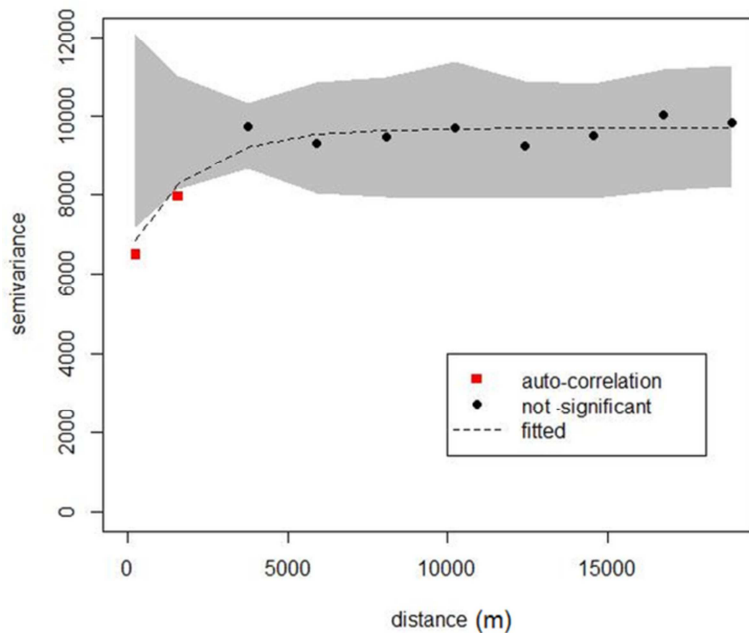


Figure 6: Variogram of GLM residuals from 500 m to 200 km according to distance classes. The grey shape indicates values expected under the null hypothesis of absence of spatial structure (1,000 randomizations). The red squares indicate significant auto-correlation and the black circles no significant structure. The dashed line represents the fitted exponential model used to predict the spatial error term.

As a result, when we applied the GLM (deterministic part of the calibrated model) to the validation data, we obtained a quite large RMSEP of 99t MS/ha and a poor adjustment ($r^2=0.04$, $DF=1251$, $p<0.001$, $slope=0.063$). When we used the complete model KR, we increased the accuracy of the model (RMSEP = 90t MS/ha) with a better adjustment ($r^2=0.20$, $DF=1251$, $p<0.001$, $slope=0.208$). However, as the practical range of auto-correlation used in kriging is short, it did not enable residual error to be predicted beyond a distance of 7 km around the sampling locations. Consequently, model accuracy was only actually improved by the spatial component in a small part of the territory located near the sampling areas used for calibration (**Fig. 7**).

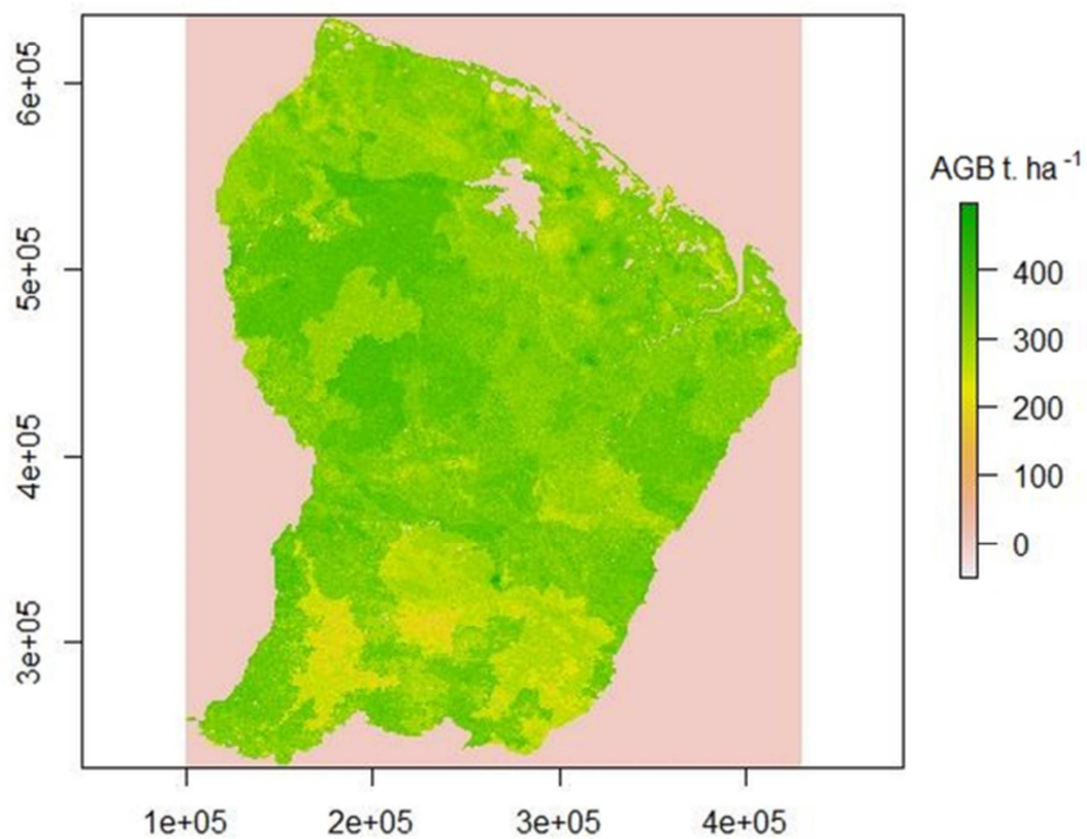


Figure 7: Map of AGB (t.ha⁻¹) in French Guiana based on the complete model (KR).
Local darker or paler areas correspond to spatial error terms that can be modelled only within a short distance of the calibration plots and are null over most of the area

Coarse-graining improved the accuracy of maps

We aggregated our model results and our validation data at 1 km resolution to be able to compare them with the pan-tropical maps produced by Baccini [15] and Saatchi [16]. We computed RMSEP, R^2 and the regression slope between the validation dataset and the four maps (Baccini, Saatchi, GLM, KED) at this scale, using only cells containing more than three validation plots (Table 3). The pan-tropical maps correlated poorly with our validation data even at their original resolution (RMSEP > 80, $R^2=0.02$ and slope ≤ 0.1) whereas the accuracy of our complete model (i.e. KR) was largely improved by the coarse-graining process leading to 1-km cells (RMSEP=63, $R^2=0.35$ and slope=0.55).

Table 3: Evaluation of the accuracy of the different maps of biomass with different cell resolutions

Resolution	Map	RMSEP	R^2	Slope
1 km	GLM	74	0.09**	0.21
	GLM+KED	63	0.35***	0.55
	Baccini et al. 2012	85	0.02 ^{ns}	0.08
	Saatchi et al. 2011	91	0.02 ^{ns}	0.10
2 km	GLM	58	0.19***	0.21
	GLM+KED	47	0.48***	0.49
	Baccini et al. 2012	80	0.02 ^{ns}	0.06
	Saatchi et al. 2011	85	0.01 ^{ns}	0.06
4 km	GLM	59	0.15***	0.14
	GLM+KED	46	0.49***	0.40
	Baccini et al. 2012	85	0.02 ^{ns}	0.04
	Saatchi et al. 2011	94	<0.01 ^{ns}	-0.02

The root mean square error of prediction (RMSEP) indicates the overall accuracy, the R^2 indicates the precision, and the slope indicates the trueness of the models. The significance of the adjusted- R^2 was tested with a F test (*** $p<0.001$, ** $p<0.01$, * $p<0.05$, ns= non-significant)

The same results were obtained with 2-km resolution cells (Table 3 and Fig. 8). Thanks to coarse-graining, our models were more accurate than at the finest resolution (RMSEP was reduced by 25% for GLM and 30% for KR compared with 1-km resolution), with better precision ($r^2=0.19$ and 0.48 for GLM and KR respectively with $p<0.001$ in both cases). However the regression slopes kept the same value as at 1-km resolution (i.e. about 0.2 for GLM and about 0.5 for KR), indicating a dilution bias effect that could not be reduced. As a result, bias was zero for mean values but systematically negative for the highest values and positive for the lowest values (Fig. 8). At and above 4-km resolution, all statistics of adjustment were degraded or saturated on all maps (RMSEP, R^2 and the same or worse slope than previously).

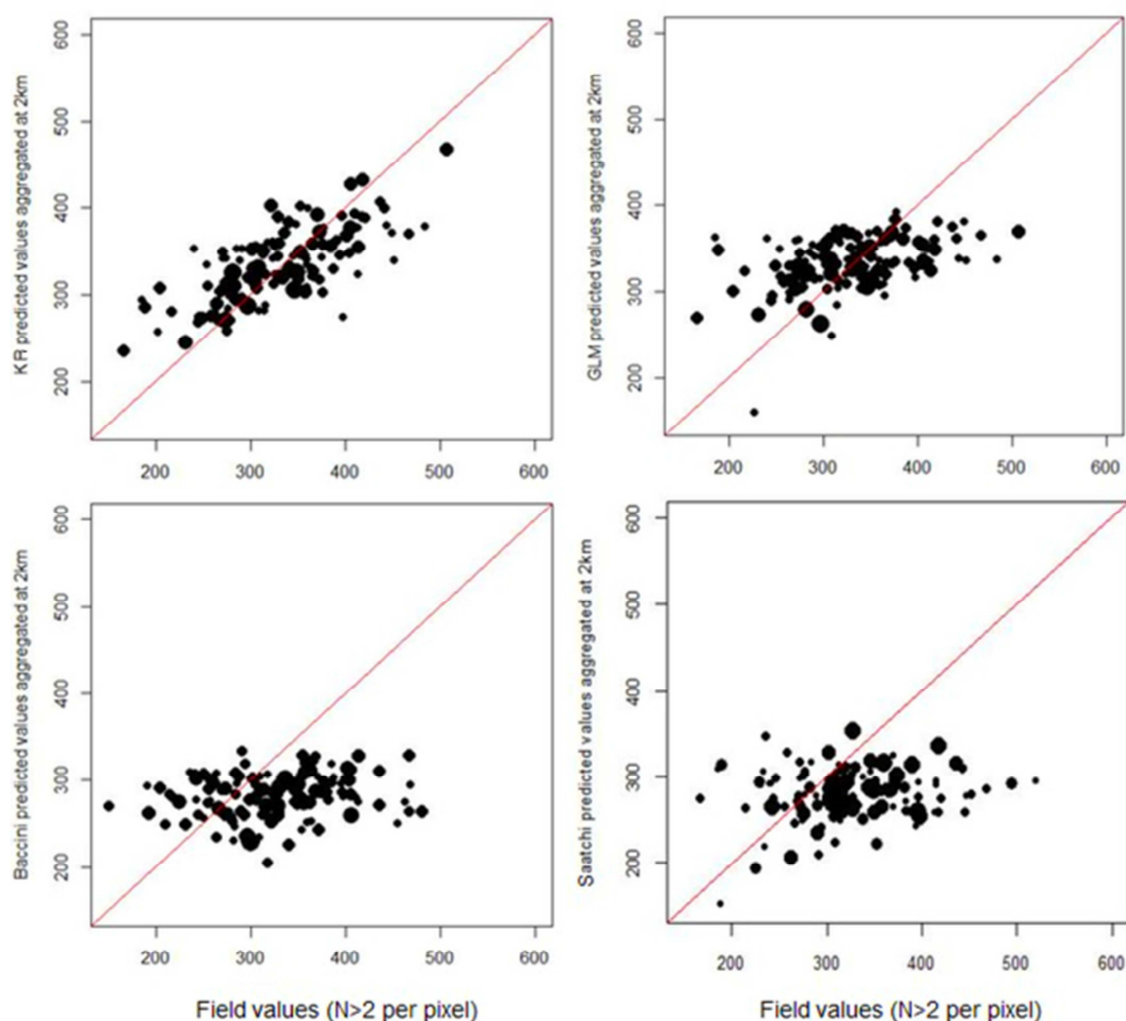


Figure 8: Comparison of validation data with AGB values predicted by the different maps at 2-km resolution .
Aboveground biomass (AGB) values at cell level for the validation set of plots are compared to the values predicted by the different maps at 2-km resolution : from the top left to the bottom right - KR, GLM, Baccini [15] and Saatchi [16]. The red line indicates the 1:1 relationship (expected slope). The size of the circles indicates the number of validation plots for each cell (from 3 for the smallest to 12 for the biggest).

Satisfactory accuracy can be achieve for REDD+ operational scales

Finally we compared our validation data and estimates from the different maps on larger areas corresponding to REDD+ operational scales, i.e. >10 km² (see for instance <http://redd-database.iges.or.jp/redd>). To this end, we tested the same accuracy, precision and trueness indicators (RMSEP, r^2 , slope of regression) for the range of areas displayed by the CTFT inventory blocks (166

to 800 km²) and for the ONF inventory sites (10 to 47 km²) in order to mimic forest concession and large REDD project areas (>100 km²) or local REDD project areas (10-50 km²). We also compared the estimates obtained with calibration data and those obtained with validation data to see the absolute accuracy we could expect from forest inventories at these scales.

The comparison of validation and calibration data showed that a forest inventory with a sampling rate of between 0.1 and 0.5% estimated biomass with an accuracy of $\pm 10\%$ for all large CTFT blocks and for a large majority of the smaller ONF sites (respectively RMSE=10 and 26 t.ha⁻¹ – **Table 4**). At these operational scales, our complete KR model estimated total biomass with good accuracy (RMSE=31 t.ha⁻¹ for ONF sites and 18 t.ha⁻¹ for CTFT blocks), whereas simple GLM led to larger errors (Table 4). AGB estimates obtained with pan-tropical maps were absolutely not correlated with validation data, with the exception of Baccini's map for areas between 10-50 km² ($r^2=0.15$ – $p<0.05$).

Table 4: Evaluation of the accuracy of the different models at operational scales

Scale	Estimates	RMSEP	R ²	Slope
Small project, production units (10-50 km ²)	calibration	26	0.67***	0.868
	GLM	40	0.32***	0.339
	GLM + KED	31	0.64***	0.551
	Baccini et al 2012	61	0.15*	0.155
	Saatchi et al 2011	70	<0.01 ^{ns}	0.079
Large project, concessions (>100 km ²)	calibration	10	0.93***	0.885
	GLM	40	0.59**	0.103
	GLM + KED	18	0.90***	0.390
	Baccini et al 2012	74	<0.01 ^{ns}	-0.037
	Saatchi et al 2011	56	0.07 ^{ns}	-0.118

The root mean square error of prediction (RMSEP) indicates overall accuracy, the R² indicates precision, and the slope indicates the trueness of the models. The significance of the adjusted R² is tested with F test (*** $p<0.001$, ** $p<0.01$, * $p<0.05$, ns= non-significant)

Discussion

High local variability limits the accuracy of biomass maps

The spatial structure of aboveground biomass (AGB) has already been shown to be highly variable at spatial resolutions less than 250 m when measured in forest plots ranging from 6 to 50 ha in size [19,21]. The high local heterogeneity can be explained by gap-phase dynamics which create a mosaic of eco-units [19,55]. This local variability implies significant “dilution bias” will occur when small

plots (i.e. substantially less than 0.5 ha) are used to calibrate models to be applied over larger areas. Upscaling leads to underestimation of the spatial variance of AGB in the models [21]. Our study proves that AGB variability is already very high at spatial resolutions of between 200 and 500 m and increases even more at more than 5 km (Fig. 3) whereas one might expect that this effect, which is linked to forest dynamics, would be mitigated over large areas (i.e. $>1 \text{ km}^2$). As a result, “dilution bias” is likely to occur even when large forest plots i.e. ca. 1 ha, are used to calibrate models with standard satellite remote-sensing data, as it is widely recommended [21]. Dilution bias is also to be expected when a few small footprints covering areas of the same order of magnitude as field plots are used as sampling units to calibrate larger footprints (e.g. airborne LiDAR transects or GLASS footprints used to calibrate MODIS or LANDSAT pixels). This helps explain why pan-tropical maps, which are based on double upscaling (from field to high resolution RS and then to medium resolution RS) fail to capture the forest spatial variability of AGB with acceptable accuracy [7].

The high local variability measured in our forest inventory plots (average standard deviation above 100 t.ha^{-1}), cannot be the result of unexpected noise in the inventory data, because (i) the sizes of our plots, between 0.4 and 0.5 ha, are sufficient to limit in-and-out effects for large trees [20]; (ii) uncertainties due to forest inventory measurements are limited (about 6 t.ha^{-1}) and lower than uncertainties due to allometric relationships [56]; (iii) the local CV measured within 500 m-resolution cells was of the same order of magnitude as reported for 200 m in other studies based on permanent plots in a tropical forest [21]. We therefore conclude that this high local variance is not an artefact, but is likely due to the heterogeneous forest structure [22], which in turn, could be explained by (i) local topographic and hydrologic effects (included in our GLM with altitude, HAND and basin area); (ii) the distribution of big trees which often exhibit aggregative patterns driven by population dynamics and species dispersion in the long term [57]; (iii) large-scale natural forest disturbances such as landslides or blowdown, even if gaps of more than 1 ha have been shown to be quite rare in northern Amazonia [58].

Environmental factors are partly efficient to capture this structural variability, rather due to stochastic processes. In fact, the deterministic part of our model explained a modest part of the variance.

However, our model was able to detect contrasts along the waterlogging gradient on the topographic sequence [59,60] as well as large scale variations at the landscape scale [61]. Nevertheless, as shown in previous studies, even in the case of strong environmental contrasts monitored at fine scale (e.g. waterlogged vs. never flooded locations or white sand vs. other terra firme forests) pure environmental effects only explain a small fraction of variations in AGB and interact largely with more important structural effects [62].

The important consequence of major variations in AGB at short distance, as evidenced by the present study, which corroborates another recent one [22], is that any statistical interpolation between scarce field reference points will remain imprecise whatever the accuracy of the field measurements. The only way to enhance precision is to combine geo-statistical interpolation (e.g. kriging) with the most relevant spatialized environmental information, as exemplified in the present study. Reciprocally, incorporating a spatial component in the biomass model is an effective way to mitigate the problem of weakly environmentally structured variation in AGB and to substantially improve its efficiency [8,35]. However, we showed that this improvement is limited to a short distance around the reference points, because of the short autocorrelation range (i.e. a few kilometres).

Sampling design and spatial resolution have to be adapted to capture AGB spatial structure

The most cost-effective way to capture and control this local heterogeneity is to adapt the resolution of the output AGB map to average out local structural variability. In other words, a trade-off needs to be found between spatial resolution and effective accuracy. On the one hand, reducing output resolution minimizes local variance, but on the other hand, enlarging resolution helps calibrate the model with more precision by multiplying the number of field plots per calibration-cell, which is the most efficient way to reduce the confidence interval of local estimates (**Fig. 4**). In our case, a 2-km resolution (4 km²) appears to be the optimal trade-off between a minimum RMSEP and maximum adjustment (r^2 and slope approaching 1 - see **Fig. 8 and Table 2**) for calibration. From a practical point of view, this means that AGB maps should not target a resolution (output cell size) of less than few kilometres

otherwise there is a risk of very high uncertainty at individual cell level that will result in a poor calibration step.

Moreover, our results suggest that regular systematic sampling is not the best way to calibrate AGB maps. For instance, to accurately calibrate a model with less than an average of 5% error at a 2-km resolution, more than 75 plots are necessary per calibration cell, 20 plots for 10% and 5 plots for 20%, which corresponds to a sampling rate of 8%, 2% and 0.5% respectively. Such very high sampling rates, which are essential to obtain accurate local means for calibration, are not economically sustainable for very large areas [22]. A multi-scale stratified sampling design appears to be a better way of ensuring both a sufficient sampling rate for local calibration and sufficient general coverage to account for the broad-scale patterns of variation in AGB.

Achieving “wall-to-wall” LiDAR over large areas is a reliable alternative way to address these methodological limits in the medium term [63]. However, a significant gap still exists between the complexity and cost of this method on the one hand, and the actual capacity of developing countries to implement it on large areas on the other hand [3]. Here, using large forest inventories even with a quite low sampling rate (i.e. about 0.01% for the whole territory and from 0.1 to 0.4% locally) we succeeded in producing AGB maps with acceptable RMSEP ranging from 47 to 58 t.ha⁻¹ (22 to 28 tC.ha⁻¹ that to say, a relative error of 15% to 20%) at a 2-km resolution depending on the distance from the nearest sampled area. As a matter of fact, for operational management of forest resources at local to national scales (e.g. evaluation of biomass for a REDD+ project or LULUCF national monitoring) rapid forest inventories with suitable design may suffice to produce accurate estimates at the appropriate resolution for an output map.

Combining remote-sensing and large scale forest inventories can improve the accuracy of biomass maps

Our review of literature focusing on “biomass mapping in tropical forest”, shows that RMSE hardly reach 75t.ha⁻¹ in old-growth forests (i.e. a relative error of about 20%), for a 1-km resolution or less (**Table 1**). The performance obtained with our forest inventories, even at 1-km resolution, is better

than the majority of biomass maps in the literature [7,15,16,31-33]. Most studies which report RMSE lower than $75\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$, include different vegetation types such as savannahs, opened forest or young plantation, thus mechanically reducing absolute RMSE (e.g. [28,29] in **Table 1**), or having to deduce AGB from rough DBH-based allometries that do not account for variations in wood density and height within the forest and hence artificially reduce actual variance (e.g. [8,27,28] in **Table 1**). The most efficient AGB maps are based on the “wall-to-wall” LiDAR method, but remain very limited in extent, i.e. to only a few km^2 [28,34]. However, a better performance was reported for two maps covering larger areas with RMSE down to $55\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$ (i.e. $27\text{tC}\cdot\text{ha}^{-1}$) at 100-m resolution, using LiDAR to calibrate AGB estimates for forest strata based on LANDSAT and SRTM data [30,35]. These two studies concluded that the final upscaling step is critical to ensure the efficiency of biomass mapping and to better capture spatial autocorrelation to fully transform the potential display by LiDAR altimetry into local AGB predictions at a broad scale.

Our results suggest two ways of improving this upscaling process. First, holistic and multi-scale geomorphological maps can provide an efficient basis for preliminary forest stratification to guide LiDAR acquisition as well as the sampling of field data. This preliminary stratification step is too often limited to *a priori* expert-based stratification (e.g. altitude threshold, catchment basin delimitation, etc.). A formalized geomorphological analysis based on full-resolution SRTM (as done here) would help define precise and objective relief stratification (e.g. a plateau vs. a multi-convex landscape) while subjectivity can be controlled by using image analysis techniques to characterize and classify landforms (see for instance [43,64,65]). This would also make it possible to delimit local habitats (i.e. terra firme vs. seasonally flooded forests), thus reducing within-strata variability [38]. Second, our results demonstrate that field plots in forest inventories are a reliable source of accurate field measurements of AGB. Such field data can thus be used to locally calibrate and validate LiDAR allometry (leading from canopy altimetry metrics towards AGB) as well as any kind of biophysical information derived from remote-sensing data of sufficient resolution that can contribute to AGB mapping (e.g. canopy texture as exemplified in [31,66]). Future progress will indeed rely on smart sampling and upscaling schemes from highly informative (regarding forest structure and biomass

mapping) albeit costly data sources such as field inventories and small footprint LiDAR flight lines, to satellite remote sensing information of higher affordability and replicability.

Given such strong local variations in AGB along with short range autocorrelation, the upscaling scheme is indeed critical, and understanding the relationships between variations in above-ground biomass and landscape patterns is a promising way to base the upscaling process on broad scale drivers of AGB variations via variables which can conceptually and statistically be derived from worldwide databases and satellite remote sensing. Combining forest inventories along transects with LiDAR flight lines could be an efficient way to improve the global coverage of AGB maps of tropical forests while maximizing field datasets and capturing cryptic regional variations (e.g. patterns in wood density, changes in allometry between forest types) that are easily overlooked without an extensive integrated sampling strategy.

Acknowledgments

We would like to thank all the field workers and technicians who took part in the forest surveys, especially Jean-Pierre Simonnet and Atidong Nano. Special thanks also to Maxime Réjou-Méchain for his fruitful advice and comments on an earlier version of this paper.

References

1. Gibbs HK, Brown S, Niles JO, Foley JA (2007) Monitoring and estimating tropical forest carbon stocks: making REDD a reality. *Environmental Research Letters* 2: 045023.
2. Baker DJ, Richards G, Grainger A, Gonzalez P, Brown S, et al. (2010) Achieving forest carbon information with higher certainty: A five-part plan. *Environmental Science & Policy* 13: 249-260.
3. Romijn E, Herold M, Kooistra L, Murdiyarso D, Verchot L (2012) Assessing capacities of non-Annex I countries for national forest monitoring in the context of REDD+. *Environmental Science & Policy* 19–20: 33-48.
4. Qureshi A, Badola R, Hussain SA (2012) A review of protocols used for assessment of carbon stock in forested landscapes. *Environmental Science & Policy* 16: 81-89.
5. Glenday J (2006) Carbon storage and emissions offset potential in an East African tropical rainforest. *Forest Ecology and Management* 235: 72-83.
6. Malhi Y, Wood D, Baker TR, Wright J, Phillips OL, et al. (2006) The regional variation of aboveground live biomass in old-growth Amazonian forests. *Global Change Biology* 12: 1107-1138.

7. Mitchard ET, Feldpausch TR, Brienens RJ, Lopez-Gonzalez G, Monteagudo A, et al. (2014) Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*.
8. Sales MH, Souza Jr CM, Kyriakidis PC, Roberts DA, Vidal E (2007) Improving spatial distribution estimation of forest biomass with geostatistics: A case study for Rondônia, Brazil. *Ecological Modelling* 205: 221-230.
9. Saatchi S, Houghton R, Dos Santos Alvala R, Soares J, Yu Y (2007) Distribution of aboveground live biomass in the Amazon basin. *Global Change Biology* 13: 816-837.
10. Saatchi S, Malhi Y, Zutta B, Buermann W, Anderson L, et al. (2009) Mapping landscape scale variations of forest structure, biomass, and productivity in Amazonia. *Biogeosciences Discussions* 6: 5461.
11. Proisy C, Couteron P, Fromard F (2007) Predicting and mapping mangrove biomass from canopy grain analysis using Fourier-based textural ordination of IKONOS images. *Remote Sensing of Environment* 109: 379-392.
12. Mascaro J, Detto M, Asner GP, Muller-Landau HC (2011) Evaluating uncertainty in mapping forest carbon with airborne LiDAR. *Remote Sensing of Environment* 115: 3770-3774.
13. Asner GP, Mascaro J, Muller-Landau HC, Vieilledent G, Vaudry R, et al. (2012) A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia* 168: 1147-1160.
14. Vincent G, Sabatier D, Rutishauser E (2014) Revisiting a universal airborne light detection and ranging approach for tropical forest carbon mapping: scaling-up from tree to stand to landscape. *Oecologia* 175: 439-443.
15. Baccini A, Goetz S, Walker W, Laporte N, Sun M, et al. (2012) Estimated carbon dioxide emissions from tropical deforestation improved by carbon-density maps. *Nature Climate Change* 2: 182-185.
16. Saatchi SS, Harris NL, Brown S, Lefsky M, Mitchard ETA, et al. (2011) Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 9899-9904.
17. Kasischke ES, Melack JM, Dobson MC (1997) The use of imaging radars for ecological applications - A review. *Remote Sensing of Environment* 59: 141-156.
18. Clark DB, Kellner JR (2012) Tropical forest biomass estimation and the fallacy of misplaced concreteness. *Journal of Vegetation Science* 23: 1191-1196.
19. Wagner F, Rutishauser E, Blanc L, Herault B (2010) Effects of plot size and census interval on descriptors of forest structure and dynamics. *Biotropica* 42: 664-671.
20. Baraloto C, Molto Q, Rabaud S, Hérault B, Valencia R, et al. (2013) Rapid simultaneous estimation of aboveground biomass and tree diversity across Neotropical forests: a comparison of field inventory methods. *Biotropica* 45: 288-298.
21. Réjou-Méchain M, Muller-Landau H, Detto M, Thomas S, Le Toan T, et al. (2014) Local spatial structure of forest biomass and its consequences for remote sensing of carbon stocks. *Biogeosciences Discussions* 11: 5711-5742.
22. Marwin DC, Asner GP, Knapp DE, Anderson CB, Martin RE, et al. (2014) Amazonian landscapes and the bias in field studies of forest structure and biomass. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: E5224-E5232.
23. Chave J, Condit R, Lao S, Caspersen JP, Foster RB, et al. (2003) Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology* (Oxford) 91: 240-252.
24. Réjou-Méchain M, Pelissier R, Gourlet-Fleury S, Couteron P, Nasi R, et al. (2008) Regional variation in tropical forest tree species composition in the Central African Republic: an assessment based on inventories by forest companies. *Journal of Tropical Ecology* 24: 663-674.
25. Maniatis D, Malhi Y, Saint André L, Mollicone D, Barbier N, et al. (2011) Evaluating the Potential of Commercial Forest Inventory Data to Report on Forest Carbon Stock and Forest Carbon

- Stock Changes for REDD+ under the UNFCCC. *International Journal of Forestry Research* 2011: 13.
26. Nogueira EM, Fearnside PM, Nelson BW, Barbosa RI, Keizer EWH (2008) Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: New allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management* 256: 1853-1867.
27. Baccini A, Laporte N, Goetz S, Sun M, Dong H (2008) A first map of tropical Africa's above-ground biomass derived from satellite imagery. *Environmental Research Letters* 3: 045011.
28. Clark ML, Roberts DA, Ewel JJ, Clark DB (2011) Estimation of tropical rain forest aboveground biomass with small-footprint lidar and hyperspectral sensors. *Remote Sensing of Environment* 115: 2931-2942.
29. Mitchard E, Saatchi S, Lewis S, Feldpausch T, Woodhouse I, et al. (2011) Measuring biomass changes due to woody encroachment and deforestation/degradation in a forest-savanna boundary region of central Africa using multi-temporal L-band radar backscatter. *Remote Sensing of Environment* 115: 2861-2873.
30. Asner G, Clark J, Mascaro J, Galindo García G, Chadwick K, et al. (2012) High-resolution mapping of forest carbon stocks in the Colombian Amazon. *Biogeosciences Discussions* 9: 2445-2479.
31. Ploton P, Pélissier R, Proisy C, Flavenot T, Barbier N, et al. (2012) Assessing aboveground tropical forest biomass using Google Earth canopy images. *Ecological Applications* 22: 993-1003.
32. Basuki TM, Skidmore AK, van Laake PE, van Duren I, Hussin YA (2012) The potential of spectral mixture analysis to improve the estimation accuracy of tropical forest biomass. *Geocarto International* 27: 329-345.
33. Propastin P (2013) Large-scale mapping of aboveground biomass of tropical rainforest in Sulawesi, Indonesia, using Landsat ETM+ and MODIS data. *GIScience & Remote Sensing* 50: 633-651.
34. Ioki K, Tsuyuki S, Hirata Y, Phua M-H, Wong WVC, et al. (2014) Estimating above-ground biomass of tropical rainforest of different degradation levels in Northern Borneo using airborne LiDAR. *Forest Ecology and Management* 328: 335-341.
35. Mascaro J, Asner GP, Knapp DE, Kennedy-Bowdoin T, Martin RE, et al. (2014) A tale of two "forests": Random Forest machine learning aids tropical forest carbon mapping. *PloS one* 9: e85993.
36. Valeix J, Mauperin M (1989) Cinq siècles de l'histoire d'une parcelle de forêt domaniale de la terre ferme d'Amérique du Sud. *Bois et forêts des tropiques* 219: 13-29.
37. Guitet S, Pelissier R, Brunaux O, Jaouen G, Sabatier D (in press) Geomorphological landscape features explain floristic patterns in French Guiana rainforest. *Biodiversity and Conservation*.
38. de Castilho CV, Magnusson WE, de Araujo RNO, Luizao RCC, Lima AP, et al. (2006) Variation in aboveground tree live biomass in a central Amazonian Forest: Effects of soil and topography. *Forest Ecology and Management* 234: 85-96.
39. Rutishauser E, Wagner F, Herault B, Nicolini EA, Blanc L (2010) Contrasting above-ground biomass balance in a Neotropical rain forest. *Journal of Vegetation Science* 21: 672-682.
40. Delor C, Lahondere D, Egal E, Lafon JM, Cocherie A, et al. (2003) Transamazonian crustal growth and reworking as revealed by the 1:500,00-scale geological map of French Guiana (2nd edition). *Géologie de la France* 2-3-4: 5-57.
41. Farr TG, Rosen PA, Caro E, Crippen R, Duren R, et al. (2007) The shuttle radar topography mission. *Reviews of Geophysics* 45.
42. Renno CD, Nobre AD, Cuartas LA, Soares JV, Hodnett MG, et al. (2008) HAND, a new terrain descriptor using SRTM-DEM: Mapping terra-firme rainforest environments in Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 112: 3469-3481.
43. Guitet S, Cornu J-F, Brunaux O, Betbeder J, Carozza J-M, et al. (2013) Landform and landscape mapping, French Guiana (South America). *Journal of Maps* 9: 325-335.
44. Gond V, Freycon V, Molino J-F, Brunaux O, Ingrassia F, et al. (2011) Broad-scale spatial pattern of forest landscape types in the Guiana Shield. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 13: 357-367.

45. Huffman GJ, Adler RF, Bolvin DT, Gu G, Nelkin EJ, et al. (2007) The TRMM Multisatellite Precipitation Analysis (TMPA): Quasi-global, multiyear, combined-sensor precipitation estimates at fine scales. *Journal of Hydrometeorology* 8.
46. Delor C, Lahondère D, Egal E, Marteau P (2001) Carte géologique de la France à 1:500 000. Département de la Guyane. Atlas des Départements Français d'Outre-Mer. Orléans: BRGM.
47. Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan MS, et al. (2014) Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global change biology*.
48. Molto Q, Hérault B, Boreux J-J, Daullet M, Rousteau A, et al. (2014) Predicting tree heights for biomass estimates in tropical forests—a test from French Guiana. *Biogeosciences* 11: 3121-3130.
49. Guitet S, Sabatier D, Brunaux O, Hérault B, Aubry-Kientz M, et al. (2014) Estimating tropical tree diversity indices from forestry surveys: A method to integrate taxonomic uncertainty. *Forest Ecology and Management* 328: 270-281.
50. Zanne A, Lopez-Gonzalez G, Coomes D, Ilic J, Jansen S, et al. (2009) Global wood density database. Dryad Identifier: [http://hdl handle net/10255/dryad 235](http://hdl.handle.net/10255/dryad.235).
51. Chave J, Andalo C, Brown S, Cairns MA, Chambers JQ, et al. (2005) Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.
52. Ribeiro Jr PJ, Diggle PJ (2001) geoR: A package for geostatistical analysis. *R news* 1: 14-18.
53. Calcagno V, de Mazancourt C (2010) glmulti: an R package for easy automated model selection with (generalized) linear models. *Journal of Statistical Software* 34: 1-29.
54. Hijmans RJ, van Etten J (2012) raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 1: 9-92.
55. Oldeman RAA (1972) L'architecture de la forêt guyanaise. Montpellier: Univ. sci. et techn. Languedoc. 247 p.
56. Keller M, Palace M, Hurtt G (2001) Biomass estimation in the Tapajos National Forest, Brazil - Examination of sampling and allometric uncertainties. *Forest Ecology and Management* 154: 371-382.
57. Traissac S, Pascal JP (2014) Birth and life of tree aggregates in tropical forest: hypotheses on population dynamics of an aggregated shade-tolerant species. *Journal of Vegetation Science* 25: 491-502.
58. Espírito-Santo FD, Gloor M, Keller M, Malhi Y, Saatchi S, et al. (2014) Size and frequency of natural forest disturbances and the Amazon forest carbon balance. *Nature communications* 5.
59. Ferry B, Morneau F, Bontemps J-D, Blanc L, Freycon V (2010) Higher treefall rates on slopes and waterlogged soils result in lower stand biomass and productivity in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 106-116.
60. Hawes JE, Peres CA, Riley LB, Hess LL (2012) Landscape-scale variation in structure and biomass of Amazonian seasonally flooded and unflooded forests. *Forest Ecology and Management* 281: 163-176.
61. Laumonier Y, Edin A, Kanninen M, Munandar AW (2010) Landscape-scale variation in the structure and biomass of the hill dipterocarp forest of Sumatra: Implications for carbon stock assessments. *Forest Ecology and Management* 259: 505-513.
62. Baraloto C, Rabaud S, Molto Q, Blanc L, Fortunel C, et al. (2011) Disentangling stand and environmental correlates of aboveground biomass in Amazonian forests. *Global Change Biology* 17: 2677-2688.
63. Mascaro J, Asner GP, Davies S, Dehgan A, Saatchi S (2014) These are the days of lasers in the jungle. *Carbon balance and management* 9: 1-3.
64. Ollier S, Chessel D, Coutron P, Pelissier R, Thioulouse J (2003) Comparing and classifying one-dimensional spatial patterns: an application to laser altimeter profiles. *Remote Sensing of Environment* 85: 453-462.

- 706 65. Deblauwe V, Kennel P, Couteron P (2012) Testing pairwise association between spatially
707 autocorrelated variables: A new approach using surrogate lattice data. PloS one 7: e48766.
708 66. Bastin J-F, Barbier N, Couteron P, Adams B, Shapiro A, et al. (2014) Aboveground biomass
709 mapping of African forest mosaics using canopy texture analysis: toward a regional approach.
710 Ecological Applications 24: 1984-2001.

711

712

Résumé grand public

Les connaissances sur la diversité spatiale des forêts guyanaises sont insuffisantes pour garantir une gestion durable de ces écosystèmes. L'analyse d'une large campagne d'inventaires forestiers révèle d'importantes variations de composition floristique à l'échelle régionale et vérifie l'hypothèse d'une forte influence de la forme des reliefs sur la diversité spécifique des forêts, à l'échelle des paysages.

L'étude des relations entre forme des reliefs, sols et végétation démontre que cette influence ne peut se résumer à un simple effet de filtre environnemental due à la variabilité des sols mais intègre aussi l'empreinte de changements environnementaux passés et actuels qui conditionnent la forme des reliefs et agissent directement sur la dispersion des espèces forestières.

A cette diversité des habitats naturels forestiers correspond aussi une variabilité des services écosystémiques, notamment en termes de stockage du carbone, dont la gestion multifonctionnelle doit tenir compte.

Abstract

Diversity patterns in French Guiana rainforests are still insufficiently understood to ensure sustainable management of these ecosystems. The analysis of an extensive forest inventories campaign reveals significant variations in floristic composition at the regional level and verifies the hypothesis of a strong influence of reliefs on the specific diversity of forests, at the landscapes scale.

The study of the relationships between reliefs, soils and vegetation shows that this influence cannot be reduced to a simple filtering effect due to the variability of soils. Indeed, reliefs influence on forest also integrates the imprint of past and present environmental changes that shaped the reliefs and directly act on the dispersion of forest species.

Important variations in ecosystem services result from the diversity of the natural habitats identified in this study, especially in terms of carbon storage. This suggests improvements for a better forest management and land use planning.